PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

38. BAND, 4. HEFT

MIT 53 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 30. AUGUST 1950)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1950

Planta (Berl.)

Preis DMark 29.80

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 32 20 70

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 24 40.

Vertriebs-Vertretungen im Ausland:

Schweiz . . . . . Lange, Maxwell & Springer A.G., Schützenmattstr. 43, Basel
Frankreich . . . . . Lange, Maxwell & Springer S.A., 24, Rue des Ecoles, Paris (Ve)
England, USA. und übriges Ausland Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London, W.C.2

38. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 4. Heft.

Seite

Kaienburg, Anne-Liese, Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen Oenotheraceen. Mit 20 Textabbildungen . . 377

Pirson, André, und Franz Seidel, Zell- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an der Wurzel von *Lemna minor* L. unter besonderer Berücksichtigung von Kalium- und Kalziummangel. Mit 12 Textabbildungen 431

Ziegler, Hubert, Inversion phototropischer Reaktionen. Mit 13 Textabbildungen 474

Montfort, Camill, Beziehungen zwischen der Mächtigkeit des cuticularen Hautfilters und der relativen Depression des Chlorophyllspiegels in stark besonnten Geweben. Kurze Mitteilung. Mit 2 Textabbildungen 499

Montfort, Camill, und Hans Hahn, Atmung und Assimilation als dynamische Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. Mit 4 Textabbildungen 503

Montfort, Camill, und Imme Kress-Richter, Reversible photochemische Chlorophyllzerstörungen in besonnten Laubblättern von Aureaformen und ihre Beziehungen zu Strahlungsklima und Erbgut. Kurze Mitteilung. Mit 2 Textabbildungen 516

Planta, Bd. 38, S. 377—430 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.

ZUR KENNTNIS DER POLLENPLASTIDEN UND DER POLLENSCHLAUCHLEITUNG BEI EINIGEN OENOTHERACEEN*.

Von

ANNE-LIESE KAIENBURG.

Mit 20 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. Februar 1950.)

Im Lebenslauf des Pollens der Oenotheren sollte vor allem das Schicksal der Plastiden bei der Befruchtung klargelegt werden, weil die in der Gattung so häufige Bastardscheckung auf den Übertritt von Pollenplastiden ins Ei hinweist. Außerdem war festzustellen, bis zu welcher Größe die Plastiden herabsinken können, weil Plastidenmutation an sehr kleinen Gebilden, etwa von der Größenordnung der Gene, wohl am ehesten eintreten kann (vgl. RENNER 1934, S. 253). An der Entwicklung der Pollenschläuche der Onagraceen interessierte besonders die Frage, auf welche Weise die Schläuche mit Sicherheit auf die Samenanlagen verteilt werden. Eine wirksame Einrichtung war bei *Oenothera* beobachtet (RENNER und PREUSS-HERZOG 1942/43), das Verhalten anderer Gattungen war zu vergleichen, und zur Abrundung unserer Kenntnis wurden Experimente über Pollenkeimung und -wachstum unter natürlichen und künstlichen Bedingungen angeschlossen.

Das Material stand lebend im Botanischen Garten in Jena zur Verfügung, zum großen Teil im Versuchsgarten von Herrn Prof. RENNER. Über die untersuchten Arten unterrichtet die folgende Übersicht, in der die Gattungen nach der Bearbeitung von RAIMANN in ENGLER und PRANTL (1898), unter Ergänzung durch die Arbeiten von JOHANSEN (1929a, 1929b) und MUNZ (1935), geordnet sind.

I. *Epilobieae. Epilobium Hektori, hirsutum* L., *montanum* L., *parviflorum* SCHREB.; Untergattung *Chamaenerium: angustifolium* (L.) SCOP., *Dodonaei* VILL., *Fleischeri* HOCHST.

II. *Onagreae: Boisduvalia densiflora* WATSON. — *Clarkia elegans* LINDL., *pulchella* PURSH. — *Eucharidium concinnum* FISCH. et MEY. — *Godetia amoena* LILJA var. *Lindleyi*. — *Oenothera (Onagra) ammophila* FOCKE, *argillicola* MACK., *atrovirens* SH. et BARTL., *Bauri* BOEDIJN, *Beckeri* RENNER, *biennis* L., *franciscana* BARTL., *Hookeri* T. et G., *Lamarckiana* SER., *parviflora* L., *rubricaulis* KLEB., *silesiaca* RENNER, *suaveolens* DESF., *syrticola* BARTL. (*muricata* Aut.), einige Bastarde, und die tetraploiden Formen von *Oenothera biennis, Hookeri, Lamarckiana* und *(atrovirens × biennis) pictirubata*. — *Raimannia* (bei MUNZ als Subgenus von *Oenothera*; synonym mit *Eu-Oenothera*) *Argentinae* LÉVL. et THELL., *Berteriana*

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

SPACH, *Drummondii* HOOK., *odorata* JACQ. — *Kneiffia glauca* SPACH. — *Hartmannia (Xylopleurum) rosea* RAIM., *tetraptera* CAV. — *Lavauxia triloba* (NUTT.) RAIM. — *Megapterium (Oenothera) missouriense* SIMS.

III. *Gaureae: Gaura biennis* L., *Lindheimeri* ENGELM.

IV. *Fuchsieae: Fuchsia corymbiflora* RUIZ et PAVON, *gracilis* LINDL., *procumbens* R. CUNN.

V. *Lopezieae: Lopezia racemosa* CAV.

IV. *Circaeeae: Circaea lutetiana* L.

Der frische Pollen wurde in dem Saft der mit Nadeln aufgeschlitzten Antheren und nach dem Vorgang von BEER (S. 296ff.) in 0,6% NaCl untersucht. Zum Nachweis von Stärke dienten Jodjodkalium und besonders Chloraljod. Für das Studium der Plastidenentwicklung im Pollen und des Vorgangs der Befruchtung wurden die Blüten nach RÉGAUD fixiert und 12 bzw. 8—10 μ dick geschnitten. Gefärbt wurde mit Säurefuchsin nach ALTMANN in der Abänderung von NOACK (1921, S. 6), mit Goldchlorid nach ALVARADO (vgl. v. LOUI, S. 196), nach BENDA oder mit Eisenhämatoxylin. Besonders deutlich konnte der Inhalt reifer, zerdrückter Pollenkörner an Ausstrichen beobachtet werden.

Die Kultur der Pollenschläuche geschah in kleinen feuchten Kammern auf Narbenschleim von *Oenothera* oder auf 1% Agargallerte mit anfänglich 5% Rohrzucker, später 2,5% Traubenzucker oder auf Zuckeragar über Narbenschleim. Zur Dosierung der Wasserzufuhr wurde neben den Schleim bzw. neben die Gallerte ein Tropfen einer 0,2%igen NaCl-Lösung gesetzt (vgl. RENNER 1919b, KUHN 1937, S. 409 f.).

Der Weg der Pollenschläuche wurde an Handschnitten und aufgeschlitzten Griffeln mit Chloraljodzusatz und an 12 μ dicken Mikrotomschnitten verfolgt. Bau und Entwicklung des zarten Leitgewebes wurden an Handschnitten durch frische Blüten und an Material, das nach BELLING fixiert, 12 μ dick geschnitten und mit Ehrlich-Hämatoxylin und Lichtgrün gefärbt wurde, untersucht.

Bei der Beobachtung und photographischen Abbildung der generativen Zelle wurde zur Vertiefung der schwachen Färbung die Phasenkontrasteinrichtung von Zeiß verwendet.

I. Zur Entwicklung des Pollens.

Die meist dreilappigen Pollenkörner der Onagraceen sind seit langem in Gestalt und Bau bekannt. Wegen ihrer eigenartigen Form- und Wandbildung wurden sie seit Anfang des vorigen Jahrhunderts oft zu morphologischen Studien über den Angiospermen-Pollen und über grundsätzliche Fragen der Zellhaut herangezogen. Bau und Entwicklung sind vor allem von TSCHISTIAKOFF (1876) bei *Epilobium*, von STRASBURGER (1882, 1889) und BEER (1906) besonders bei *Oenothera biennis*, *Clarkia*, *Gaura* und *Epilobium* und zuletzt von GEITLER (1937) bei *Clarkia elegans* eingehend dargestellt worden. Von besonderer Bedeutung war die Untersuchung RENNERS (1919b) an mehreren Arten und Kreuzungen von *Oenothera*, die aufdeckte, daß bei dem mehrförmigen Pollen der heterogam-heterozygoten Arten die Mendelspaltung sichtbar an den einzelnen Haplogenotypen in Erscheinung tritt.

Das Verhalten des Pollenplasmas wird in den genannten Studien vor allem im Hinblick auf seine Rolle bei der auffälligen Form- und Membranbildung geschildert, das des Kerns dagegen weniger beachtet und das der Plastiden außer gelegentlichen Hinweisen auf ihre sichtbare Tätigkeit, den Stärkeumsatz, kaum berücksichtigt. Aus dem in der Einleitung genannten Grunde galt unser Hauptaugenmerk den Plastiden. Im übrigen sollten die Vorgänge klargelegt werden, die bei den komplex-heterozygoten Arten zu der Differenzierung von aktiven, inaktiven und leeren Pollenkörnern (RENNER 1919b) führen.

A. Die Pollenwand.

Der charakteristische, reichgegliederte Bau der Pollenwand und sein Zustandekommen sind für *Epilobium*, *Oenothera*, *Clarkia* und *Gaura* wiederholt eingehend beschrieben worden; *Lopezia* und *Circaea* verhalten sich nicht anders. Nur über die Lokalisierung der gelegentlich durch *Anthokyan* bedingten Färbung scheinen die Autoren sich nicht ganz einig zu sein. H. Fischer (1890, S. 11) und Geitler (1937, S. 427) sprechen den Farbstoff der Exine zu; Correns betont wiederholt (1901, Ges. Abh. S. 248; 1902, Ges. Abh. S. 311f.), die Intine sei das gefärbte Element. Die Entstehung ist gerade unter dem genetischen Gesichtspunkt, unter dem Correns die Kontroverse mit Strasburger führt (Dominanz von gefärbt über farblos in der haploiden Phase, vgl. Renner 1919a, S. 129), nicht ganz gleichgültig. Augenscheinlich liegt aber nur eine nomenklatorische Unstimmigkeit vor. Wenn wir der Pollenwand drei Schichten zuerkennen, Exo-, Meso- und Endospor (vgl. Renner 1919b), so ist die gefärbte Schicht das Mesospor. Da aber an den Wandteilen, auf die die Färbung sich beschränkt (Geitler 1937, S. 427, vgl. unsere Abb. 1a), die Intine sehr dünn ist, hat Correns, der sich mit den Feinheiten des Wandbaues hier nicht weiter beschäftigte, das Mesospor als Intine angesprochen, ebenso wie vor ihm Wille nach einer Bemerkung Strasburgers (1889, S. 45/46).

Die bei *Lopezia racemosa* hellblaue, bei *Epilobium angustifolium* und *Epilobium Dodonaei* bläulichgrüne Farbe des Pollens schlägt bei Zusatz von Essigsäure in ein zartes Rosarot um und geht in Ammoniak in ein schmutziges Grüngelb über, typische Anthokyan-Reaktion, wie sie Geitler von *Clarkia elegans* beschreibt. Der rotviolette Farbstoff im Pollen von *Clarkia* tritt gleichzeitig mit der Anthokyanbildung in der Antherenwand auf, ein weiterer Hinweis dafür, daß diese Farbstoffproduktion vom Soma ausgeht.

Einige Beobachtungen über das *Viszin* des reifen Pollens mögen angeführt werden. Seine ölhaltige, mit Sudan III sich rot färbende Substanz entsteht nach Tschistiakoff (S. 41) bei *Epilobium* und nach Beer (S. 308) bei *Epilobium* und *Oenothera longiflora* aus den aufgelösten Wänden der Pollenmutterzellen. Die zu Tetraden vereinigt bleibenden Pollenkörner einiger *Epilobium*-Arten sind von kurzen und dicken Einzelfäden umschlungen, dagegen die Einzelkörner von *Epilobium (Chamaenerium) angustifolium* ebenso wie die der Oenotheren durch ein dichtes Netzwerk dünner Fäden zusammengeballt. Nur bei *Circaea* gibt Fischer (S. 19) gänzliches Fehlen von Viszin an; mit Sudan III lassen sich aber vereinzelte kurze, dicke Viszinbänder nachweisen. Bei den tetraploiden Sippen von *Oenothera*, besonders bei *Oe. Hookeri gigas*, besitzt der Pollen weniger klebfähiges Viszin als bei den diploiden.

B. Der Polleninhalt.

1. Die Vorgänge bis zur Kernteilung.

Wachstum und Differenzierung von Kern, Plasma und Plastiden gehen bis zur Pollenmitose bei allen untersuchten Onagraceen fast gleich vonstatten. In den jungen Pollenmutterzellen sammeln sich die Plastiden in dem dichten Zellplasma als winzige, kugelige Gebilde bis zu etwa 0,2 μ Durchmesser, vor allem in der Umgebung des Kerns, doch wurden sie von uns nicht in solch starker Konzentrierung angetroffen, wie sie Kiyohara (1935, S. 447) bei *Oenothera odorata* wiedergibt, der ebenfalls auf ihre auffällige Kleinheit hinweist. Ein Teil von ihnen bildet bereits vor der Mitose größere, runde Stärkekörner, die sich schon

im ungefärbten Pollen durch ihre stärkere Lichtbrechung kräftig von den ebenfalls gut sichtbaren stärkefreien Plastiden abheben. Die Fähigkeit zur Stärkebildung und spezifische Plastidenfärbung nach ALTMANN und nach ALVARADO charakterisieren diese winzigen Gebilde gut, obwohl sie kleiner sind als diejenigen, die GUILLIERMOND bei *Lilium candidum* (1920; 1933, S. 86, Abb. 39, *2* und *3*) und KIYOHARA (S. 447) bei *Polygonatum giganteum* als solche im Pollen nachweisen. Aus der von J. v. LOUI (1931) geschilderten Differenzierung der Plastiden aus kleinsten, mitochondrienartigen Formen im embryonalen Gewebe mehrerer Angiospermen geht jedoch eindeutig hervor, daß die Plastiden auch anderswo auf so geringe Maße, wie wir sie hier finden, herabsinken können.

Nach der Reifeteilung und der Lösung der jungen Pollenzellen aus dem Tetradenverband nimmt mit der Formbildung des Pollens und der Differenzierung der drei soliden Ecklappen sowohl die Zahl als auch die Größe der Plastiden etwas zu. Bei *Oenothera syrticola*, deren Pollenwachstum in seinen einzelnen Stadien eingehend verfolgt wurde, messen die Plastiden ebenso wie bei allen anderen untersuchten *Oenothera*-Arten etwa 0,3—0,4 μ; 2—3mal so groß werden die Stärkekörner, die hier wie bei allen Onagraceen im Unterschied zu ihrer späteren Gestalt bis zur Pollenmitose einheitlich kugelrund geformt sind. Wenn die Pollenzellen auf etwa 55 μ Durchmesser angewachsen sind, setzt die Vakuolenbildung in dem bisher dichten Plasma ein, wobei sich ein Teil der Plastiden erneut enger um den Kern sammelt und die Stärkekörner mehr und mehr abschmelzen.

Es folgt bei *Oenothera syrticola* in Knospen von 1 cm Länge und Pollen von 70—75 μ Größe, bei den übrigen Oenotheren in entsprechenden Knospenlängen das eigenartige Stadium, in dem sowohl in lebend beobachteten wie in gut fixierten Pollenkörnern der Protoplast von der Wand abgelöst und gewöhnlich zur Kugel abgerundet frei in der wäßrigen Zellhöhlenflüssigkeit liegt. Da weder Plasma noch Plastiden sichtlich vermehrt werden und nur die Menge des Zellsaftes ansteigt, umsäumen die Plastiden die immer mehr vergrößerten Vakuolen und treten in diesem Stadium schon bei Lebendbeobachtung besonders deutlich hervor. Im Laufe der Vakuolisierung ist die geringe Stärkemenge in der Regel völlig oder bis auf wenige Reste abgebaut. Die Plastiden weisen nun eine Größe von 0,4—0,6 μ auf, die das Maximum im Laufe der ganzen Pollenentwicklung darstellt. Während des weiteren Anwachsens des Pollens auf 88 μ bei *Oenothera syrticola* fließen die einzelnen Zellsafträume zu einer großen Zentralvakuole zusammen. Das Plasma mit den nunmehr völlig stärkefreien Plastiden liegt ohne sichtbare Vermehrung als dünner Saum der Pollenhaut an, und in dem ebenfalls an die Wand gedrängten Kern bereitet sich die Pollenmitose vor.

Die eigenartige Tatsache, daß sich besonders bei allen Oenotheren der *Protoplast* gegen Ende des Einkernstadiums sowohl in den günstigsten Fixiermitteln als auch bei schonender Untersuchung der lebenden Pollenkörner im eigenen Antherensaft stets *von der Wand abhebt*, ist von BEER bei *Oenothera biennis* und *Oenothera longiflora* (S. 295f.) näher untersucht worden. Der Vermutung GEITLERS (1937, S. 428), daß kein natürlicher Zustand, sondern Reizplasmolyse vorliege, schließen wir uns nach eingehender Untersuchung verschiedener *Oenotheren* an.

Während die scheinbar spontane Abhebung des Protoplasten regelmäßig bei allen Oenotheren, bei *Gaura Lindheimeri* und in etwas geringerem Ausmaße auch bei *Circaea* beobachtet werden kann, ist sie bei *Epilobium angustifolium* und *Lopezia racemosa* von uns nicht angetroffen worden. Beide Arten sind gekennzeichnet durch etwas höheren Plasmagehalt des jungen Pollens, der sich nach der Kernteilung schneller mit Plasma und Stärke füllt; wahrscheinlich bleibt bei diesen Arten der Zusammenhang von Plasma und Membran während des Wachstums dadurch stärker gewahrt als bei dem äußerst plasmaarmen Pollen von *Clarkia* und vor allem der Oenotheren, wo die kontinuierliche Verbindung des Protoplasten mit der stark wachsenden Pollenhaut nur aus gelegentlichen Resten negativer Plasmolyseorte erschlossen werden kann.

2. Die Pollenmitose.

Die Kernteilung wurde bei *Oenothera* näher verfolgt. Kurz vor der Teilung führt der Kern nur einen großen Nukleolus, während im jungen Pollen vor der Vakuolenbildung vielfach noch zwei kleinere Nukleolen von in der Regel verschiedener Größe vorhanden sind.

Obwohl eine große Anzahl von Knospenstadien betrachtet wurde, konnte die Äquatorialplatte in der Mitose niemals aufgefunden werden. Sofort nach der Teilung liegt der vegetative Kern nicht mehr vor, sondern neben der generativen Zelle (Abb. 1a).

Die Plastiden erfahren nach ihrem stärksten Anwachsen auf etwa 0,4—0,6 μ kurz vor der Kernteilung eine beträchtliche Vermehrung und Größenreduktion. Sie sinken während der Mitose, allem Anschein nach durch Teilung, auf winzige Dimensionen herab; denn noch gegen Ende der Kernteilung heben sie sich trotz der stärksten verwendeten Optik nicht von dem fein granulierten, fast homogenen Zellplasma ab. Erst nach der Verdichtung der abgrenzenden Hautschicht um die wandständige generative Zelle treten sie deutlich differenziert wieder in Erscheinung und erreichen nach Wiederbildung der Nukleoli bald erneut den Durchmesser von 0,2—0,3 μ (Abb. 1b).

Im generativen Plasma nimmt ihre Größe bis zur Reife des Pollenkerns nicht mehr sichtbar zu, während im vegetativen Cytoplasma nach einem vorübergehenden Anwachsen der Plastiden auf etwa 0,3—0,5 μ mit der einsetzenden Plasmavermehrung eine lebhafte Teilungstätigkeit und erneute Verkleinerung auf 0,2—0,3 μ einsetzt, der die Ausbildung der typischen Stärkeformen folgt.

3. Die Entwicklung nach der Mitose.

Nach der äußeren Formbildung und der relativen Verarmung des Protoplasten setzt mit der Bildung der generativen Zelle die Differenzierung im Polleninnern ein. Unter sichtlicher Vermehrung fließt das Plasma zu drei großen Hauptsträngen zusammen, die sich bis in die

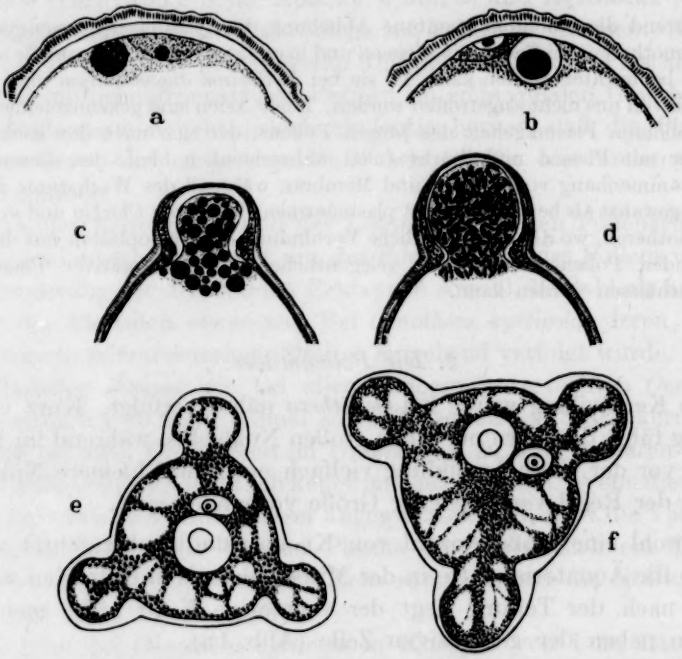


Abb. 1 a—f. a u. b *Oenothera biennis*. a Plastiden, generativer und vegetativer Kern des Pollenkorns kurz nach der Mitose. b Plastiden im vegetativen und generativen Plasma nach Wiederbildung der Nukleoli (RÉGAUD-HEIDENHAIN). Vergr. 750/1. c u. d *Oenothera Beckeri*; c inaktives *maerens*-Korn mit Stärke (Glycerin); d aktives *firmans*-Korn mit Stärke (Glycerin). e u. f *Oenothera syrticola*. e junges inaktives *rigens*-Korn mit kugeliger Stärke, in Chloraljod; f junges aktives *curvans*-Korn mit nadelförmiger Stärke, in Chloraljod. Vergr. 320/1.

Scheitel der Ecklappen hineinziehen. Der vegetative Kern und die längliche generative Zelle sind gewöhnlich dicht nebeneinander in ihrer Mitte aufgehängt und nehmen gleichzeitig an Größe zu. Während die Vakuolen zusehends kleiner werden, vermehren sich Plasma und Plastiden weiter. Die zuerst lebhafte Zirkulation des Plasmas läßt sich bereits vor der Reife des Korns nicht mehr feststellen.

Während die Stärkekörner bis zur Kernteilung wie in den Zellen der Mutterpflanze einheitlich rund ausgebildet sind, setzt sich mit der Entstehung der generativen Zelle der Einfluß des Haplonten sichtbar durch; es bildet sich die charakteristische und allein auf den Pollen beschränkte Form der Stärke aus. Nur bei *Circaea* sind die Stärke-

körner völlig kugelig; bei den *Fuchsia*-Arten ist ihre Gestalt länglich-rund und bei den übrigen Onagraceen wie in den keimfähigen Körnern von *Oenothera* mehr oder weniger spitz spindelförmig.

4. Die Differenzierung der aktiven und inaktiven Pollenkörner.

Bei den komplex-heterozygoten Oenotheren wie *Oenothera biennis*, „finden sich regelmäßig neben den gesunden Pollenkörnern in genau oder annähernd gleich großer Zahl inhaltführende, nicht keimfähige Körner, die jedenfalls den im Pollen inaktiven, in den Samenanlagen aktiven Komplex darstellen" (RENNER, S. 367/68). Diese inaktiven kleineren und mehr oder weniger geschrumpften Körner enthalten bei allen heterogamen Formen ausgesprochen rundliche, plumpe und vielfach grobkörnige Stärke, die keimfähigen, aktiven dagegen in der Regel mehr oder weniger spindelförmige. An den Scheiteln der Ecklappen, wo sich bei den keimfähigen Körnern später der Pollenschlauch vorwölbt, zeigt die Intine der inaktiven Sporen eine deutliche Verdickung. Besonders stark treten die Unterschiede zwischen den beiden Typen bei der streng heterogamen *Oenothera Beckeri* zutage (Abb. 1 c u. d). Nur *Oenothera Bauri* führt als einzige der untersuchten heterogamen Formen auch in ihren aktiven *undans*-Pollenkörnern ähnlich kugelige, aber kleinere Stärkekörner als in den inaktiven *laxans*-Sporen; bei *Oenothera chicaginensis* haben RENNER und CLELAND (S. 310 ff.) umgekehrt in allen Pollenkörnern nur spindelige Stärke gefunden. Die sichtbare Differenzierung der haploiden Genotypen beginnt mit der Bildung der generativen Zelle. Die später aktiven Körner werden von Anfang an deutlich gefördert; die inaktiven bleiben in Größe und Inhalt stets hinter ihnen zurück. So lassen sich bei *Oenothera biennis* bald nach der Kernteilung und Bildung der ersten Plasmastränge bereits kleine, nadelförmige Stärkekörner in den größeren *rubens*-Haplonten unterscheiden, wenn die *albicans*-Körner in Chloraljod kaum einen schwach bläulichen Schimmer aufweisen. Noch deutlicher wird der Unterschied bei *Oenothera syrticola*, wo in diesem Stadium in den inaktiven *rigens*-Körnern wenige, aber ziemlich große runde Stärkekörner auf den zarten Plasmafäden aufgereiht sind (Abb. 1 e), während sich in den *curvans*-Pollenzellen kleinere, aber viel zahlreichere Stärkekörner von Nadelform in den dicken Plasmasträngen häufen (Abb. 1 f). Etwa 3 Tage nach der Kernteilung ist der aktive Pollen bereits weitgehend mit Stärke ausgefüllt und erscheint in Chloraljod blauschwarz wie der reife Pollen; die inaktiven Zellen führen zu dieser Zeit noch zahlreiche Vakuolen und wenig Stärke und Plasma. Sie quellen außerdem vom Beginn ihrer Differenzierung an in Wasser und in 0,6%iger NaCl-Lösung wesentlich langsamer und pflegen selbst bei Druck auf das Deckglas kaum zu platzen.

5. Die leeren Pollenkörner.

Im reifen Pollen der heterozygoten Oenotheren ist ein gewisser Teil der Körner bekanntlich stets inhaltlos, durchsichtig oder mit Luft gefüllt und stark geschrumpft. Diese auffällige Erscheinung hat zu zahlreichen Untersuchungen geführt (Literatur s. LEHMANN, S. 129). Auch bei einem Teil der übrigen Onagraceen treten diese tauben Sporen stets in einem gewissen Prozentsatz auf (vgl. GEERTS, S. 185) und fehlen unter den Oenotheren so gut wie ganz nur bei den Homozygoten wie *Oenothera Hookeri*. Bei einem geringen Teil dieser Körner ist die Hemmung durch irgendwelche Störungen modifikatorischer Art verursacht (vgl. z. B. KRUMBHOLZ, S. 214); bei den Heterozygoten wird die große Masse der auch unter den günstigsten Bedingungen zu einem hohen Prozentsatz gebildeten tauben Körner dagegen auf genotypischer Grundlage sterilisiert, wohl oft als „Mischkombinationen zwischen aktivem und inaktivem Typus" (RENNER 1919b, S. 376). Bei *Oenothera Lamarckiana* (GEERTS, S. 179) und den übrigen heterozygoten Formen beginnt die Degeneration dieser Körner vor der Pollenmitose. Kurz vor diesem Vorgang erscheinen alle Körner bis auf vereinzelte, sehr frühzeitig abgestorbene noch gleichförmig, sind mit Kern und Plasma versehen und zeigen im Antherensaft sowie in 2%iger NaCl-Lösung Reizplasmolyse. Während nun in einem Teil der Sporen die Mitose abläuft, schwindet der Inhalt der taub werdenden rasch. Bei *Oenothera biennis* wurde in Mikrotomschnitten oftmals eine Fragmentation des Nukleolus beobachtet, die wohl als Zeichen der Degeneration angesehen werden kann. Mit dem Ausbleiben der Kernteilung entfällt die Anlage der Intine, dazu die Auflösung der Membranscheiben unter den Ecklappen und damit die Differenzierung des vorspringenden Ringwulstes an ihrer Basis; die Körner bleiben in ihrer Wandbildung und Größe auf dem bis dahin erreichten Stadium stehen und sind, wenn die Stärkebildung in den übrigen Pollenkörnern beginnt, bereits völlig leer.

II. Der Formwechsel der Kerne und der Plastiden bis zur Befruchtung.

Der Übertritt väterlicher Plastiden ins Ei ist bei der Entstehung der gescheckten *Oenothera*-Bastarde sowohl auf dem Wege über das Pollenschlauchplasma als auch über die generative Zelle denkbar, falls deren Eigenplasma bis zur Befruchtung erhalten bleibt. Bisher hat jedoch weder bei *Oenothera* noch bei einer anderen Angiosperme dieser Übergang unmittelbar verfolgt werden können. Morphologische oder färberische Differenzierungen der beiden Plastidensorten in der Zygote sind nicht bekannt. Außerdem tritt bereits im Pollenschlauch gewisser Pflanzen (RUHLAND und WETZEL, S. 12) eine weitere Größenabnahme

der ohnehin kleinen Plastiden ein, wodurch ihre Auffindung in der Zygote weiter erschwert und praktisch unmöglich gemacht wird. Wenn danach bei *Oenothera* auch der direkte Nachweis eines Plastidenübertrittes kaum zu erwarten ist, so können wir aus einer näheren Betrachtung doch erfahren, wieweit überhaupt die Voraussetzungen für einen solchen Übergang vorhanden sind.

KIYOHARA (S. 451f.) allerdings gibt für *Oenothera tetraptera* an, daß er die typische spindelförmige Pollenschlauchstärke und damit die zugehörigen Plastiden bis in die Eizelle und in einem Fall weiter bis in den vierzelligen Embryo verfolgt habe. Auf seine Schilderung wird an Hand einer Nachuntersuchung des gleichen Objektes noch einzugehen sein.

Nur von Gymnospermen ist bisher Übertritt von Pollenstärke (Literatur s. TISCHLER 1922, S. 476) und Plastiden in die sehr große, vom Archegon eingeschlossene Eizelle bekannt. Aber diese Plastiden, deren weiteres Schicksal MANGENOT (1938, S. 366) bei *Pinus pinaster* verfolgen konnte, werden doch nicht in die Zygote übernommen, sondern mit dem überflüssigen zweiten männlichen Kern am Rande der Eizelle resorbiert. — Über die Beteiligung väterlichen Plasmas an der Befruchtung hat sich z. B. MICHAELIS (1949, S. 180f.) geäußert.

A. Die Entwicklung der Plastiden bis zur Reife des Pollens.

Soweit die Plastiden bisher im Rahmen der Pollenentwicklung betrachtet wurden, fiel es besonders auf, daß sie stets außerordentlich klein bleiben. Wie wir sahen, wachsen die winzigen, kugeligen Gebilde bis zur Pollenmitose von etwa 0,2 μ auf 0,4—0,6 μ Durchmesser kurz vor der Kernteilung an; bei der Mitose selber ist ihre Größe wohl durch Teilung bis an die Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit reduziert, doch erscheinen sie im Laufe der Abgrenzung der Wandschicht um die generative Zelle bereits erneut und in vermehrter Zahl. Wichtig ist dabei, daß der abgetrennten generativen Zelle auch Plastiden zugeteilt werden, die in dem feingranulierten Plasma durch Färbung nachweisbar sind. Abgesehen von einem vorübergehenden geringen Zuwachs bis auf etwa 0,5 μ vor Beginn der Plasmaauffüllung in der vegetativen Zelle geht ihre Größe nunmehr nicht weiter über den endgültigen Durchmesser von 0,2—0,3 μ hinaus, während ihre Zahl zunimmt.

In dieser Größenordnung treffen wir daher die Plastiden auf Querschnitten durch fast reife Antheren von *Oenothera biennis* (Abb. 2a) und bei anderen Arten an. Sie füllen, soweit sie stärkefrei bleiben — ob neben den Plastiden im Pollen noch andere Organellen vorkommen, wie z. B. DANGEARD (1923, 1934) will, möchten wir nicht entscheiden —, in großer Zahl die schmalen Lücken zwischen den dicht gepackten Stärkemassen, teilweise sitzen sie den Stärkekörnern als kleine Häubchen auf. Noch

besser wird ihre Dichte und Größe in entstärkten Pollenkörnern sichtbar; vor allem der Rand des unregelmäßig gelappten vegetativen Kerns mit dem riesigen, im Zentrum vakuolisierten Nukleolus läßt sich nur durch die Anhäufung der Leukoplasten an seiner Grenze erkennen (Abb. 2b).

Gewöhnlich liegt ganz in seiner Nähe die längliche generative Zelle, und zwar ohne eine bestimmte Lage zur Polarität des Pollenkorns. Ihre

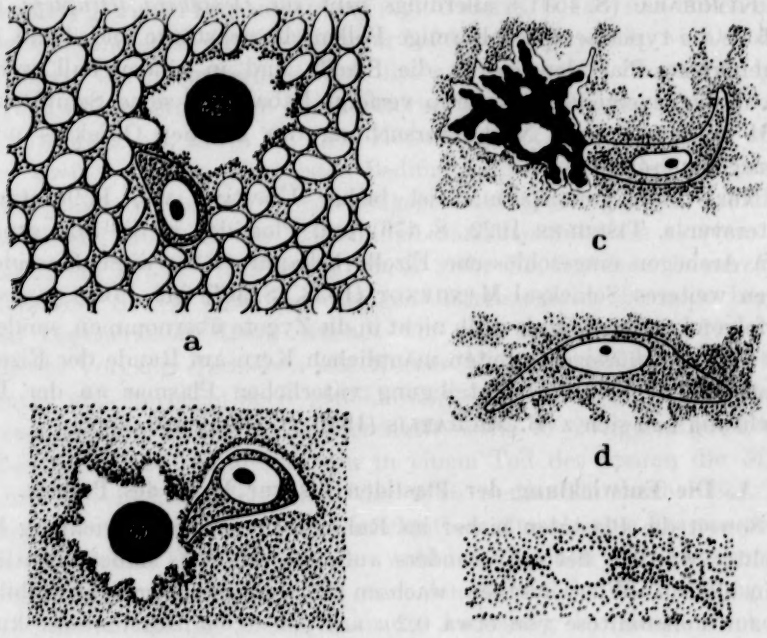


Abb. 2a—e. a u. b *Oenothera biennis*. a Ausschnitt aus dem fast reifen Pollenkorn mit generativer Zelle und vegetativem Kern. Stärke durch Paraffinbehandlung etwas verquollen. Mikrotomschnitt (RÉGAUD-ALTMANN); b ähnlicher Ausschnitt wie in Abb. 2a, aus künstlich entstärktem Korn (RÉGAUD-ALVARADO); c *Epilobium angustifolium*. Generative Zelle, vegetativer Kern und Plastiden. Pollenausstrich (RÉGAUD-HEIDENHAIN); d *Godetia amoena*. Generative Zelle und Plastiden. Pollenausstrich (RÉGAUD-ALTMANN); e *Oenothera Hookeri*. Plastiden der generativen Zelle und des vegetativen Plasmas nach Imprägnierung mit 1% $AgNO_3$. Vergr. 900/1.

Umgrenzung wird bei gewissen Arten der Fixierung durch einen geringen Schrumpfungshof stärker hervorgehoben (Abb. 2b). Sie enthält in ihrem fast homogenen Plasma neben dem länglich-ovalen Kern stets eine gewisse Zahl von ziemlich gleichmäßig verteilten, rundlichen Plastiden, die sich in Färbbarkeit und Größe nicht von den Leukoplasten des benachbarten vegetativen Plasmas unterscheiden, nur etwas weniger dicht gelagert erscheinen.

B. Der reife Pollen.

Im Inhalt ausgereifter Pollenkörner aus frisch geöffneten Antheren lassen sich die Plastiden, vor allem die der generativen Zelle, unter Um-

gehung der Mikrotomtechnik gut darstellen, wenn die Körner zerdrückt werden und ihr Inhalt mit einem Glasstab auf einem Objektträger breit ausgestrichen wird. Zunächst schien die kleine generative Zelle schwer auffindbar zu sein, wie das STRASBURGER (1884, S. 29) erfuhr, der die schlechte Färbbarkeit der Kerne in zerdrücktem Pollen der Onagraceen hervorhebt. Doch wurden die generativen Zellen im Augenblick sichtbar, als Plastiden-Schnellfixierung und -färbung in Essigsäure (DRAWERT, S. 343) angewendet wurde, unter Zusatz von Chloraljod zur Stärkefärbung. Durch die Fixierung bildet sich ein breiter Schrumpfungshof um die stets stärkefreie Zelle und läßt sie aus ihrer dichten Umgebung von winzigen Plastiden und spindelförmigen Stärkekörnern scharf hervortreten. RÉGAUD- und BELLING-Fixierung unterbinden die Schrumpfung gewöhnlich und erhalten die Zelle in normaler Gestalt. Dabei fällt auch die Bildung eines lang zugespitzten, schwanzförmigen Plasmafortsatzes weg, durch die sich nach Fixierung mit 45%iger Essigsäure oder mit Carnoy die Zellen wie bei *Megapterium* und noch auffälliger bei *Epilobium (Chamaenerium) angustifolium* bis auf das 4—5fache verlängern können,

Werden zu diesen Ausstrichen völlig entstärkte Pollenkörner verwendet, in denen alle Plastiden in ihrer Grundform und ursprünglichen Größe vorliegen, so läßt sich die Grenze der generativen Zelle kaum erkennen, da ihr Plasma die gleichen runden und kräftig gefärbten Plastiden enthält wie das angrenzende Pollenkornplasma. Neben der männlichen Zelle wird hier der vegetative Kern, genau genommen dessen Nukleolus, sichtbar. Die Grenzen des Kerns verlieren sich als undeutlich ausgezogene, gelappte Fortsätze zwischen den in seiner Nähe gehäuften Plastiden.

In den reifen Pollenkörnern der übrigen Onagraceen weist die generative Zelle die gleichen zugespitzten Enden, den länglichen Kern und vor allem die zahlreichen winzigen Plastiden auf wie bei *Oenothera*. Auch der vegetative Kern zeigt z. B. bei *Epilobium* (Abb. 2c) eine ähnliche Degenerationsgestalt, doch tritt hier und noch mehr bei *Godetia* (Abb. 2d) und anderen Formen der generative Kern durch höheren Chromatingehalt besser hervor.

Die spezifischen Plastidenfärbungen lassen nicht immer eindeutig unterscheiden, ob es sich bei den winzig kleinen Einschlüssen im generativen Plasma noch um ausgesprochene Plastiden oder um chondriosomenartige Gebilde handelt, wie sie GUILLIERMOND (S. 1006) bei *Lilium* neben den Plastiden auffindet. Mit Hilfe der Fluoreszenzoptik haben RUHLAND und WETZEL (S. 6ff.) in den generativen Zellen von *Lupinus luteus*, *Narcissus incomparabilis* und *Crocus vernus* bis zu Chloroplasten differenzierte Plastiden nachweisen können, da dort von der Kernreife bis zur Spermazellenbildung Chlorophyll vorhanden ist. Die Häufung dieser wie bei *Oenothera* nur etwa 0,2—0,3 μ großen Chloroplasten trat

besonders durch die starke Silberreduktion hervor, während in den generativen Zellen der anderen Arten wie im Kornplasma stets nur wenige zahlreiche, schwach bräunlich gefärbte Plastiden sichtbar wurden (RUHLAND und WETZEL, S. 11).

Bis zur Differenzierung von Chloroplasten kommt es bei *Oenothera* nicht; im ultravioletten Licht tritt weder im Korn noch im Pollenschlauch Rotfluoreszenz auf. Werden jedoch frische oder noch besser entstärkte Pollenkörner mit 1%iger $AgNO_3$-Lösung ohne weitere Vorbereitung imprägniert, so charakterisieren sich die Plastiden eindeutig durch ihre Silberreduktion. Bereits im Pollenkorn, noch deutlicher im ausgedrückten Inhalt, tritt die generative Zelle kräftig durch zahlreiche, intensiv geschwärzte Körner in ihrem Innern hervor, während die gleich großen Leukoplasten im vegetativen Plasma geringe Braunfärbung, also schwächere Silberreduktion aufweisen. Ausgespart bleibt in der länglichen Spindel der generativen Zelle nur der scheinbar leere Raum, der die Lage des Kerns anzeigt (Abb. 2e). Größe, Zahl und gleichmäßige Verteilung der dunklen Körnchen stimmen völlig mit dem Bilde nach Fuchsinfärbung überein, so daß sich damit die winzigen Gebilde insgesamt als Plastiden kennzeichnen. Ihre Anzahl in der generativen Zelle ist recht groß, bei *Oenothera Hookeri* z. B. wurden etwa 60—100 geschätzt.

C. Die Veränderungen im Pollen nach der Keimung.

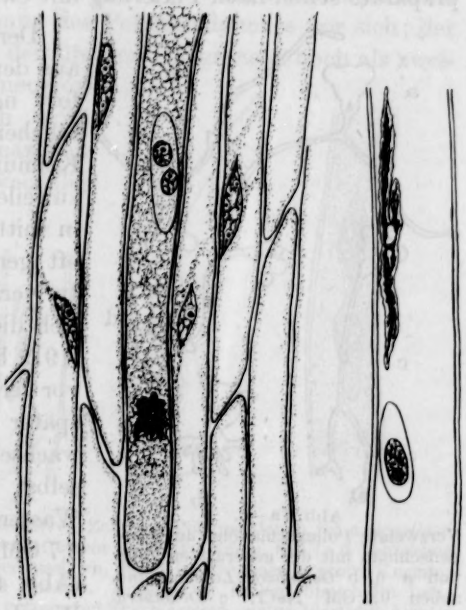
1. Die vegetative Zelle.

Wenn nach der Keimung des Pollens die wachsenden Schläuche den Griffel durchwandern, wobei sich ein beträchtlich langes Stück hinter ihrer vorrückenden Spitze mit Plasma und Stärke erfüllt zeigt, erfahren die Plastiden eine weitere Vermehrung und zugleich eine weitere geringe Größenreduktion, die sich wiederum in nahezu stärkefreien Schläuchen aus künstlich entstärkten Pollenkörnern am besten erkennen läßt. Gegenüber den 0,6—0,8 μ großen Plastiden des umliegenden Leitgewebes wird ihre Winzigkeit besonders deutlich.

Der vegetative Kern zeigt in den Schläuchen selbst mit FEULGEN-Reaktion nur geringe Färbbarkeit, ein Zeichen für die bereits weit fortgeschrittene Chromatinauflockerung (GEITLER 1935, S. 373), welche der weiteren Degeneration bis zur Befruchtung vorausgeht. Bei Pollenschläuchen im Leitgewebe wurde er nur in einem Fall bei *Oenothera Lamarckiana* sicher angetroffen; er lag dort als schwach gefärbter, unregelmäßig abgegrenzter Körper dicht vor der generativen Zelle, in geringem Abstand von der wachsenden Pollenschlauchspitze (Abb. 3a). Das gleiche Verhalten zeigt der im Zerfall begriffene Kern im Leitgewebe bei *Oenothera pycnocarpa* und *Oenothera nutans* nach ISHIKAWA

(S. 288) und bei *Epilobium angustifolium* nach MODILEWSKI (S. 288). In den Kulturpräparaten vergrößert sich dieser Abstand oft; in einem am Ende gegabelten Schlauch war der Kern sogar bereits in den längeren Ast eingetreten, während die generative Zelle weit davon gerade erst aus dem Pollenkorn auswanderte. Ob der vegetative Kern, der vielleicht das Pollenschlauchwachstum lenkt, bei Verzweigungen immer sofort diese Spitzenlage einnimmt, konnte aus den wenigen, in diesem Stadium befindlichen Beispielen gegabelter Schläuche nicht bestimmt werden.

Gelegentlich kommt es bei *Oenothera*, häufiger bei *Epilobium angustifolium* vor, daß der vegetative Kern später als die generative Zelle in den Pollenschlauch eintritt. In diesen Ausnahmefällen wandert er, oft langgestreckt, dicht hinter ihr her (Abb. 3b), um sie im geeigneten Augenblick zu überholen.



a b

Abb. 3a u. b. a *Oenothera Lamarckiana*. Griffellängsschnitt. Im Leitgewebe Pollenschlauchspitze mit vegetativem Kern und generativer Zelle mit zwei Spermakernen (Belling-Hämatoxylin); b *Oenothera hookerirubata*. Generative Zelle im Pollenschlauch vor dem langgezogenen, zerfallenden vegetativen Kern (Belling-Hämatoxylin). Vergr. 600/1.

2. *Die generative Zelle und die Spermazellen.*

Das Auffinden der generativen Zelle bei den auf Glas kultivierten und in toto gefärbten Schläuchen gestaltete sich anfangs noch schwieriger als in den Pollenausstrichen. Einwandfrei nachweisen ließ sie sich mit FEULGEN-Reaktion, bei der gegenüber dem schwach gefärbten vegetativen Kern der durchschnittlich $3:6\,\mu$ große längliche generative Kern kräftig rot hervortrat. Durch Kernfärbung mit Karminessigsäure, wie sie HEITZ und RESENDE mit Erfolg bei einer Reihe von Objekten verwendeten, glaubten wir die Lage der Kerne in den stark verzweigten Pollenschläuchen im Fruchtknoten schnell bestimmen zu können, doch versagt diese Methode bei *Oenothera*, da sich das reichliche Reservematerial zu sehr mitfärbt; ähnliche Beobachtungen machten HEITZ und RESENDE (S. 7) mit anderen reservestoffreichen Pollenschläuchen. Ebenso sind die Plastidenfärbungen nach ALVARADO und ALTMANN

zum Auffinden der generativen Zelle ungeeignet, da sich diese in der sie umgebenden dichten Plastidenmasse des vegetativen Plasmas kaum erkennen läßt. Dagegen ergab Färbung mit Heidenhain und selbst mit Ehrlich-Hämatoxylin, wenn zusätzlich Phasenkontrasteinrichtung zum Aufsuchen der Kerne benutzt wurde, ausreichend durchsichtige Totalpräparate schon nach Fixierung mit Carnoy oder Belling.

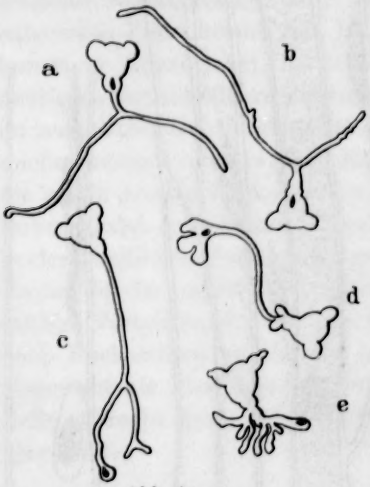


Abb. 4a—e.
Verzweigte Pollenschläuche auf Narbenschleim mit der generativen Zelle von a u. b *Oenothera Lamarckiana* neben 0,2 GM NaCl; c *Oenothera Hookeri* neben 0,5 GM NaCl; d u. e *Oenothera Hookeri* neben 0,7 GM NaCl (Carnoy-Säurefuchsin). Vergr. 52/1.

Der Austritt der generativen Zelle aus dem Pollenkorn scheint nicht sofort nach dessen Auskeimen zu geschehen, wenigstens bleibt sie bei Keimung auf künstlichem Substrat zuweilen recht lange im Korn liegen; in mittellangen Schläuchen wurde sie oft gerade beim Auswandern fixiert. In verzweigten Pollenschläuchen hält sich die generative Zelle, wie RENNER (1919 b, S. 337) vermutet hat, zuerst vor der Gabelung (Abb. 4a u. b), um erst später von dem längeren und rascher wachsenden Ast angezogen zu werden, selbst wenn die Schläuche durch Wassermangel, z. B. neben 0,5 bzw. 0,7 GM NaCl stark gehemmt erscheinen (Abb. 4c—e). Auf welche Art sich die Wanderung der generativen Zelle vollzieht, ist schwer festzustellen, da *Oenothera* sich für eine Lebendbeobachtung gar nicht eignet. Häufig, doch nicht immer, ist das Plasma des vorrückenden Zellendes in eine kurze Spitze ausgezogen. Diese Spitze erscheint gelegentlich in fixierten Schläuchen, wie es bei *Oenothera*, *Epilobium* und *Clarkia* (Abb. 5a—c) beobachtet wurde, vermutlich durch entgegenströmendes Plasma umgebogen. Bei *Clarkia* wird dabei die länglich-ovale Grundform der Zelle oft etwas verändert, während sie bei *Oenothera* auch neben geplatzten Pollenschläuchen und in Ausstrichen weitgehend erhalten bleibt. Nach den Beobachtungen von SUITA (S. 35) an lebenden generativen Zellen der Amaryllidaceen *Crinum* und *Hippeastrum* deuten diese Formveränderungen auf eine recht plastische Oberfläche der Wandschicht und damit auf ein weniger dichtes Plasma hin, da dort schon die Eigenbewegung und äußere Einflüsse wie Plasmaströmung und Berührung mit Vakuolen die Gestalt der Zelle in wenigen Minuten verändern können. Aus der verhältnismäßig großen Formbeständigkeit der generativen Zelle von *Oenothera* — auch in den mit Carnoy fixierten Pollenausstrichen weist sie weit weniger lang aus-

gezogene „Plasmaschwänze" auf — möchte man schließen, daß das generative Plasma bei *Oenothera* zähflüssiger ist als bei anderen Onagraceen. Diese größere Viskosität könnte dazu führen, daß bei der Befruchtung eher Reste des Plasmas mit Plastiden an dem Spermakern haften bleiben und mit diesem durch die Eihaut schlüpfen.

Die *Teilung* der *generativen* Zelle geht bei *Oenothera* und *Epilobium* in der Regel bald nach der Bildung des Pollenschlauches vor sich; der reife Pollen ist hier wie auch bei den übrigen Onagraceen noch als zweikernig (SCHNARF) oder nach den neueren Untersuchungen FINNS, wonach wohl allen Angiospermen ganze Spermazellen gemeinsam sind, genauer als zweizellig

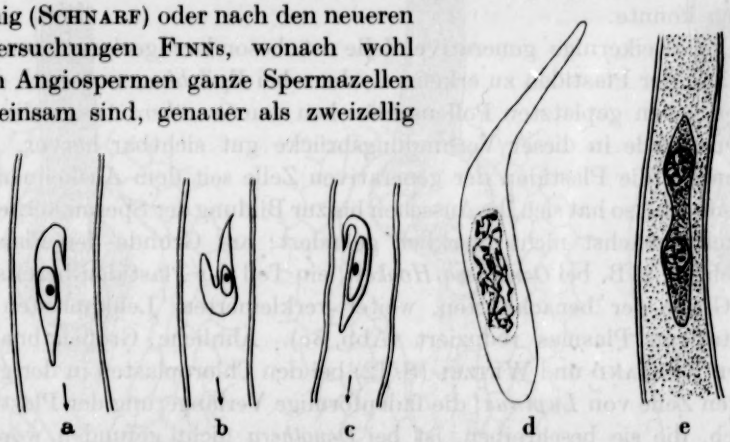


Abb. 5a—e. Umgebogenes Ende der generativen Zelle im Pollenschlauch bei a *Oenothera hookerirubata*; b *Epilobium angustifolium*; c *Clarkia pulchella*, Vergr. 600/1; d *Epilobium angustifolium*. Generative Zelle im Pollenausstrich, Kern in Prophase (Carnoy-Karmin-essigsäure). Vergr. 1000/1; e *Oenothera Hookeri*. Entstärkter Pollenschlauch im Leitgewebe am Grunde der Plazenta mit fast getrennten Spermazellen, einige Plastiden bereits etwas verkleinert (RÉGAUD-HEIDENHAIN). Vergr. 750/1.

zu bezeichnen. Bei Kultur in vitro tritt die Teilung gelegentlich schon in den gequollenen, noch nicht gekeimten Pollenkörnern ein, wahrscheinlich verfrüht durch ausgiebige Wasseraufnahme aus dem Substrat, die wohl eine schnellere Aktivierung des Stoffumsatzes zur Folge hat. Bei Pollenkulturen von *Chlorophytum* auf Zuckergelatine erreichte STRASBURGER (1888, S. 53) durch erhöhte Temperatur im Wärmeschrank eine ähnliche Vorverlegung. GEITLER (1941, S. 191) erhielt sie bei *Bulbine caulescens* bereits durch Aufstellen der Antheren im feuchten Raum.

Die Teilungsbereitschaft der generativen Zelle läßt sich im reifen Korn trotz der Kleinheit der Kerne gut in Pollenausstrichen nach Karmin-Essigsäurefärbung erkennen. Sie kündigt sich bei *Epilobium angustifolium* (Abb. 5d) wie bei *Oenothera Lamarckiana* dadurch an, daß langgezogene Prophasechromosomen sichtbar werden.

Während in den Kulturpräparaten der generative Kern selbst nach stundenlangem Wachstum der Haplonten meistens noch ungeteilt im

Schlauch lag, wurden im Leitgewebe die beiden Spermakerne bereits 1 Std nach dem Auskeimen dicht beisammen in ihrer gemeinsamen Plasmahülle aufgefunden, bei *Fuchsia corymbiflora* einmal dicht unter der Narbenoberfläche, bei *Oenothera Lamarckiana* 1 mm unter dem Narbengrund. Gewöhnlich werden die beiden Spermazellen nicht völlig getrennt. Sie wandern, oft nur durch einen dünnen Plasmastrang verbunden, gemeinsam zum Embryosack, wo sie ISHIKAWA (S. 292) noch bis zum Eindringen in die Eizelle mit ihrer Plasmaumhüllung verfolgen konnte.

Die zweikernige generative Zelle ist besonders geeignet, um den Zustand der Plastiden zu erkennen; denn bei *Epilobium* und noch deutlicher neben geplatzten Pollenschläuchen von *Oenothera* treten die Plastiden gerade in dieser Verbindungsbrücke gut sichtbar hervor. Verfolgen wir die Plastiden der generativen Zelle seit dem Auskeimen des Pollenkorns, so hat sich ihr Aussehen bis zur Bildung der Spermakerne und danach zunächst nicht merklich geändert; am Grunde der Plazenta jedoch ist, z. B. bei *Oenothera Hookeri*, ein Teil der Plastiden bereits auf die Größe der benachbarten, weiter verkleinerten Leukoplasten des vegetativen Plasmas reduziert (Abb. 5e). Ähnliche Größenabnahme finden RUHLAND und WETZEL (S. 12) bei den Chloroplasten in der generativen Zelle von *Lupinus*; die fadenförmige Verlängerung der Plastiden jedoch, die sie beschreiben, ist bei *Oenothera* nicht gefunden worden. Es ist möglich, daß diese chondriokontenähnlichen Formen dort Teilungsstadien darstellen (vgl. v. LOUI, S. 222) und die Plastiden auf ähnlich kleine Formen reduziert werden, wie sie zur Zeit der Pollenmitose angenommen werden müssen.

Der Befruchtungsakt, die entscheidende Phase bei der postulierten Übertragung der Plastiden, wurde eingehend bei *Hartmannia (Oenothera) tetraptera* untersucht. Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes ist ausführlich bei JOHANSEN (1929a) dargestellt. Diese Art wurde gewählt, weil die an ihr gewonnenen, bereits erwähnten Ergebnisse von KIYOHARA nachgeprüft werden sollten und weil nach dem japanischen Autor der hohe Gehalt des Pollenschlauches an spindelförmigen Stärkekörnern den Verbleib der Pollenstärke während der Befruchtung besonders gut verfolgen läßt. Nach unserer Erfahrung eignen sich aber die übrigen *Oenothera*-Arten ebensogut, wenn der befruchtende Pollen aus frischen, stets stärkereichen Körnern besteht; denn die Befunde an *Oenothera biennis* waren die gleichen wie die an *Hartmannia tetraptera*.

Die grundsätzlichen Vorgänge bei der Befruchtung des vierkernigen Embryosackes sind von GEERTS (S. 142f.) bei *Oenothera Lamarckiana*, von RENNER (1915, S. 220) bei *Oenothera biennis* und von ISHIKAWA (S. 289f.) mit besonderer Berücksichtigung der Spermazellen und des Spermakerns an *Oenothera pycnocarpa*, *Oenothera nutans* und der Hybride

Oenothera pycnella dargestellt worden. Auch bei *Hartmannia tetraptera*, wo die Befruchtung genau wie bei den übrigen beschriebenen Arten verläuft, dringt der Pollenschlauch gewöhnlich in eine, manchmal in beide Synergiden ein. Er bläht diese stark auf und ergießt sein Plasma zugleich mit dem Inhalt der Synergide als dichte, stark färbbare Masse über die Eizelle hinaus (Abb. 6a). Diese liegt median oder etwas seit-

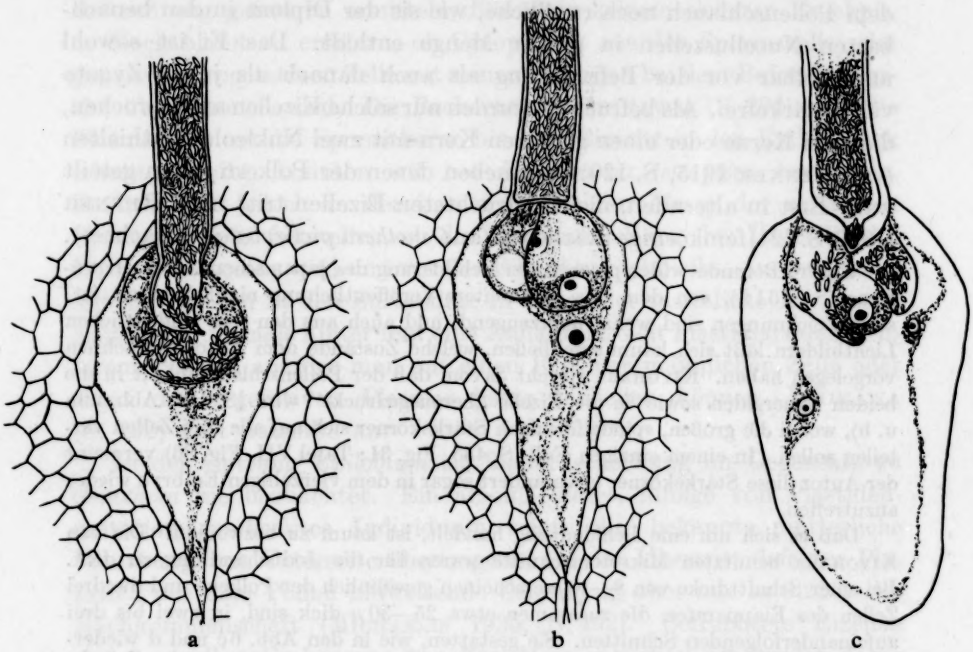


Abb. 6a—c. *Hartmannia tetraptera*. a u. b Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Eiapparat. a Entleerung des stärkereichen Pollenschlauchendes in eine Synergide; b Eizelle, Polkern und zweite Synergide; c befruchtete Eizelle, Übertrittsstelle des Spermakerns an hakenartigem, mit Pollenstärke erfülltem Fortsatz der linken Synergide zu erkennen. — Chloraljod. Vergr. 400/1.

lich verlagert im Embryosack (Abb. 6b) und enthält den großen Kern mit Plasma und zahlreichen Plastiden in ihrem zur Chalaza gewendeten Bereich. Die vom Pollenschlauch und den Spermazellen heimgesuchte, zusammengefallene Synergide legt sich der Rückseite der Eizelle, wo diese nur von einer dünnen, zellulosefreien Hautschicht (ISHIKAWA, S. 284) begrenzt wird, halbmondförmig an. Durch einen kleinen, hakenartigen Fortsatz der Synergide gehen hier die Spermakerne in die vom Polkern beherrschte Zelle und in die Eizelle über. Das Ende des Pollenschlauches wird danach an der Basis der Synergide mit einem stark verquellenden Membranpfropfen verschlossen, vor dem sich oft noch etwas Stärke staut. Auch in der vorgestülpten Spitze liegen gewöhnlich einige Stärkespindeln (Abb. 6c), die so unmittelbar zum Ei mitgeführt,

aber dann doch vom einschlüpfenden Spermakern vor der Eihaut zurückgelassen werden.

Es ist hervorzuheben, daß in der befruchteten Eizelle selbst, trotz sorgfältiger Prüfung nach Jodjodkalium- und Chloraljodbehandlung, bei keinem der über 300 durchgemusterten Embryosäcke jemals eine Spur von Stärke aufzufinden war, weder solche von Spindelgestalt aus dem Pollenschlauch noch rundliche, wie sie der Diplont in den benachbarten Nucelluszellen in großer Menge enthält. Das Ei ist sowohl unmittelbar vor der Befruchtung als auch danach als junge Zygote völlig stärkefrei. Als befruchtet wurden nur solche Eizellen angesprochen, die zwei Kerne oder einen größeren Kern mit zwei Nukleolen enthielten (vgl. RENNER 1915, S. 120) oder neben denen der Polkern schon geteilt war. Erst in alternden, nicht befruchteten Eizellen tritt nach RENNER (1939, S. 224) feinkörnige Stärke auf (an *Oenothera pictirubata* beobachtet).

Unsere Befunde widersprechen der Schilderung des japanischen Autors KIYOHARA (S. 451f.), von dem uns eine weitere Veröffentlichung nicht bekannt ist; seine Zeichnungen sind wenig überzeugend, und auch aus den sehr undeutlichen Lichtbildern läßt sich kaum erschließen, welche Zustände dem Autor tatsächlich vorgelegen haben. KIYOHARA spricht davon, daß der Pollenschlauchinhalt in die beiden Synergiden sowie in die Eizelle „herausgedrückt" wird (S. 454, Abb. 29a u. b), wobei die großen, spindelförmigen Stärkekörner sich auf alle drei Zellen verteilen sollen. In einem einzigen Fall (S. 455, Fig. 31; Tafel VII, Fig. 86) vermeint der Autor diese Stärkekörner unverändert sogar in dem vierzelligen Embryo wieder anzutreffen.

Daß es sich um eine Fehldeutung handelt, ist kaum zu bezweifeln. Die von KIYOHARA benutzten Mikrotomschnitte waren für die Jodbehandlung zu dick. Bei einer Schnittdicke von 8—10 μ erscheinen gewöhnlich der Polkern und die drei Zellen des Eiapparates, die zusammen etwa 25—30 μ dick sind, in zwei bis drei aufeinanderfolgenden Schnitten. Sie gestatten, wie in den Abb. 6c und d wiedergegeben ist, die einzelnen Elemente optisch gut voneinander zu trennen. Dagegen ist auf Schnitten von 15 μ Dicke, wie sie KIYOHARA benutzte, der mediane Abschnitt des Embryosackes selten recht zu sehen, da sich meistens verschiedene Teile decken. Obwohl auch bei Jodbehandlung wenigstens die Zellkerne des Eiapparates sich gut abheben, hat KIYOHARA sie in seinen flauen Zeichnungen nicht einmal berücksichtigt, ebensowenig hat er die Kerne in den vier Zellen des seltsam deformierten, fast wie ein Phantasiegebilde wirkenden Embryos (Fig. 31) eingezeichnet. Die Lichtbilder von diesem „Embryo" haben mit der Zeichnung wenig Ähnlichkeit und lassen eher einen dreizelligen und dreikernigen Eiapparat vermuten. Werden z. B. die beiden 10 μ dicken Schnitte unserer Abb. 6a u. b aufeinanderprojiziert, so entstehen ähnliche Bilder wie die von KIYOHARA. Das einzige, was man KIYOHARA glauben kann, ist nur, daß er Pollenschlauchstärke auf der Höhe des Eiapparates gesehen hat.

Wie bei *Hartmannia tetraptera* war auch bei *Oenothera biennis* der Übergang von selbst winzigen Stärkekörnern aus dem Pollenschlauchplasma nie zu beobachten. Nach mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. RENNER hat er vor mehr als 20 Jahren mit seinem damaligen Assistenten Dr. U. WEBER ebenfalls vergeblich nach Stärke im befruchteten Ei von *Oenothera biennis* gesucht.

In der Eizelle geht die Größenreduktion der Plastiden nicht so weit wie in den Spermazellen und dem Pollenschlauchplasma; ihre durch-

schnittliche Größe beträgt 0,4—0,6 μ. Da jedoch neben diesen größeren noch zahlreiche kleinere, gleich färbbare Gebilde von Kugelform vorhanden sind, die wahrscheinlich im Wachstum begriffene Plastiden darstellen, so ist nach der Befruchtung auch aus der Plastidengröße nicht zu entscheiden, ob väterliche Plastiden hinzugekommen sind oder nicht. Auch der Versuch, wenigstens die Zahl dieser Gebilde vor oder nach der Befruchtung genau zu ermitteln, führte zu keinem sicheren Ergebnis.

Noch bleibt zu erörtern, ob Cytoplasma aus der Spermazelle oder gar aus der vegetativen Zelle mit seinen Plastiden bei dem Befruchtungsakt übernommen wird. Die Beobachtung Ishikawas (S. 292), daß die Plasmahülle um die Spermakerne bis zum Eintritt in den Embryosack erhalten bleibt, konnten wir bei *Hartmannia tetraptera* bestätigen. Es ließ sich jedoch in der intensiv gefärbten Masse der zerstörten Synergide nicht feststellen, ob die Plasmaumhüllung bei Übertritt des Kerns abgeworfen wird und vor der Eihaut zurückbleibt. In der Eizelle selber fand sich in den Zuständen, in denen der männliche Kern noch isoliert lag, niemals hinter ihm eine Anhäufung von Plastiden oder dichterem Plasma, aus der man auf einen Rest der männlichen Zelle oder sogar des vegetativen Plasmas hätte schließen können. Ishikawa (S. 292) gibt dasselbe an.

In der Gattung *Epilobium* ist Bastardscheckung im Gegensatz zu *Oenothera* nie beobachtet. Ein albomaculates, infolge von Plastidenmutation geschecktes Individuum zeigte die bekannte mütterliche Vererbung, von Vaterseite übertragene, auf den Übertritt defekter Plastiden aus dem Pollen hinweisende Scheckung aber nur in 0,22% der Nachkommenschaft (Michaelis 1935, S. 492). Befruchtete Eizellen und 2—4zellige Embryonen von *Epilobium angustifolium* wurden daher von uns nach der gleichen Methode wie *Hartmannia tetraptera* und *Oenothera biennis* untersucht. Der Vorgang der Befruchtung verläuft wie bei *Oenothera* (vgl. Modilewski, S. 288); es war aber weder in der befruchteten Eizelle noch in zweizelligen oder älteren Embryonen jemals eine Spur von den hier ebenfalls im Pollenschlauch noch gut erhaltenen Stärkespindeln aufzufinden. Damit ist jedoch so wenig wie bei *Oenothera* entschieden, daß niemals stärkefreie, winzige Plastiden mit dem Spermakern ins Ei kommen. Der oben erwähnte experimentelle Befund von Michaelis macht es sogar wahrscheinlich, daß Plastidenübertragung vorkommt, denn Plastidenmutation ist bei *Epilobium* noch seltener als zu 0,22% gefunden worden. Michaelis ist bei gewissen Kreuzungen auch auf Erscheinungen gestoßen, die ihm eine Entmischung von väterlichem Plasma wahrscheinlich machen (1935, S. 493ff.; 1949), von den Plastiden des Pollens müßte man dann annehmen, daß sie hier gewöhnlich zugrunde gehen, was ja im väterlichen Element nichts Ungewöhnliches ist (vgl. Renner 1934, S. 258).

III. Der Leitweg der Pollenschläuche.

Mit der Keimung des Pollens auf der Narbe beginnt bei den zum Teil sehr langen Griffeln der Onagraceen für die Pollenschläuche ein beträchtlicher Weg bis zur Erreichung der Samenanlagen. Nachdem Renner und Preuss-Herzog in den langen, vielsamigen Fruchtknoten der Oenotheren eine eigenartige Leitung der Pollenschläuche festgestellt hatten, lag es nahe, weitere Onagraceen auf das Wachstum der Pollenschläuche hin zu prüfen, um die Prinzipien der Leitung und der Verteilung auf die Samenanlagen kennenzulernen. Während der anatomische Bau und die Entwicklung der Blütenorgane bei dieser Familie weitgehend bekannt sind (Literatur s. Geerts, S. 106) und über das Verhalten der auffällig mächtigen und lange ausdauernden Pollenschläuche an den Embryosäcken zahlreiche Beobachtungen vorliegen, haben wir über den Bau des Leitgewebes und den Weg der Pollenschläuche nur von *Oenothera* durch die oben genannte Mitteilung und eine frühere Arbeit Renners (1919b) nähere Kenntnis. Bau und Entwicklung der Leitzellen wurden daher mit in die Untersuchung einbezogen, soweit es zum Verständnis der Zuleitung notwendig schien.

A. Die Narbe.

An den fast zylindrischen Narbenschenkeln von *Oenothera*, *Fuchsia*, *Gaura*, *Circaea* sind die Epidermiszellen zu kurzen Papillen vorgewölbt (vgl. Renner und Preuss-Herzog, Abb. 1, für *Oenothera*). Die flachen, zungenförmigen dorsiventralen Narbenlappen tragen bei *Clarkia* lange schlanke, bei *Godetia* kurze, aber am Ende knopfförmig verdickte Trichome, die auch hier einzellig sind. Auf den kleinen, runden Narbentellern von *Lopezia racemosa* und *Lopezia coronata* (vgl. Behrens, S. 33) erheben sich drei- bis vierzellige Epidermispapillen. Bei *Epilobium* vollends *(Epilobium angustifolium, montanum, hirsutum)* sind die aus 5—7 Zellen aufgebauten Anhängsel so lang, daß die Narben dem bloßen Auge zottig erscheinen.

Das die Pollenschläuche aufnehmende Parenchym umgibt in den zylindrischen Ästen das zentrale Gefäßbündel allseitig, in den dorsiventralen Zungen ist es nur auf der Oberseite ausgebildet, die die Papillen trägt. Die Zellreihen sind schräg abwärts zum Narbengrund gerichtet, so daß die Pollenschläuche durch die Interzellularen zum Griffel gelenkt werden. Am fehlerlosesten geschieht das in der dünnen Leitgewebeschicht von *Clarkia* und *Godetia* (Abb. 7a). In den dickeren Lappen von *Epilobium* (Abb. 7b) kommt es aber so wie bei *Oenothera* (Renner 1919b, S. 330) vor, daß einzelne Schläuche sich in dem äußeren Parenchym gegen die Narbenspitze hin und zur Oberfläche verirren, bevor sie die längeren Leitzellen der Binnenzone und damit den sicheren Weg zum Griffel finden.

Die Reifung der Narbenschenkel, die bei *Oenothera suaveolens* verfolgt wurde, geht hier, etwa vom 7.—8. Tage vor der Blütenöffnung an,

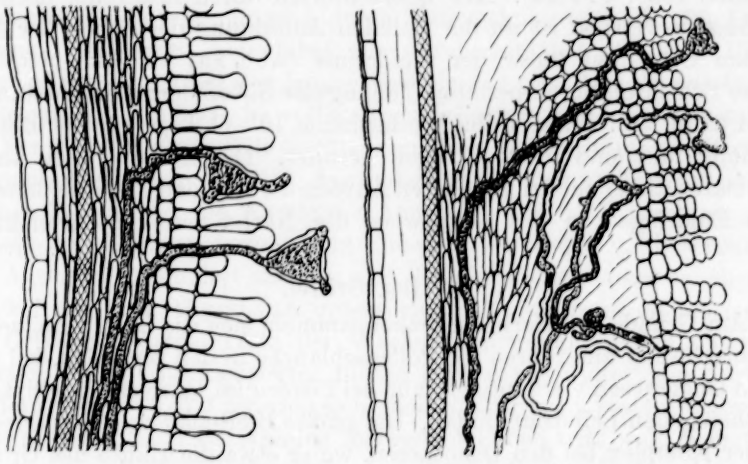


Abb. 7a u. b. Längsschnitte durch die Narbe mit gekeimtem Pollen. a *Godetia amoena*; b *Epilobium angustifolium*. Vergr. 65/1.

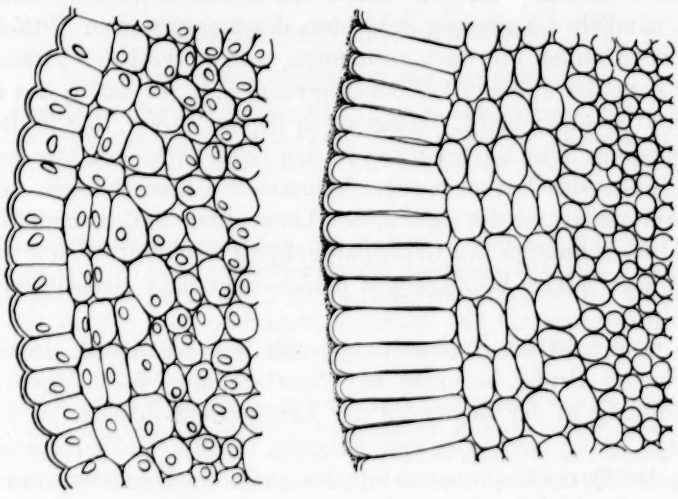


Abb. 8a u. b. *Oenothera suaveolens*, Rand der Narbe im Querschnitt. a Beginn der perikinen Teilung unter den Narbenpapillen, 9—10 Tage vor der Blütenöffnung; b kurz vor der Reife, mit geringer Schleimbildung. Radiale Zellreihen unter der Epidermis. Vergr. 160/1;

durch Streckung und Auflockerung des Gewebes vor sich. Bis zu diesem Zeitpunkt findet noch Zellvermehrung statt. Da die Entwicklung von der Tetradenbildung in den Pollenmutterzellen bis zur Blütenöffnung in 12—14 Tagen abläuft, bleibt damit das Dickenwachstum

verhältnismäßig lange erhalten. Es prägt sich vor allem unter der Epidermis aus, entsprechend dem Randwachstum der jungen Laubblätter (TROLL 1939, S. 1022). Auf Querschnitten durch fast reife, noch geschlossene Narben ist an der radialen Anordnung der Zellen der 4—5 ersten Schichten unter der Epidermis (Abb. 8a) zu erkennen, daß diese Schichten durch perikline Teilung der Subepidermalen entstanden sind (Abb. 8b). Diese Teilungen beginnen 10—11 Tage vor der Blütenöffnung und sind in 2—3 Tagen beendet. Durch die großen Interzellularen dieser zuletzt gebildeten Außenzone wird den Pollenschläuchen das Eindringen in das Leitgewebe der Narbe besonders erleichtert.

B. Der Griffel.

Am Grunde der Narbenschenkel sammeln sich die langen Leitzellen trichterförmig und führen die Pollenschläuche in den zentralen, bei fast allen Onagraceen vierkantigen, nur bei *Circaea* im Querschnitt elliptisch erscheinenden Leitstrang hinab. Die größte Breitenausdehnung erreicht dieser Komplex bei den Oenotheren, wo er etwa die Hälfte des Griffelquerschnittes einnimmt. In reichlich bestäubten Griffeln reicht aber das Areal des Leitgewebes für die kräftigen Pollenschläuche augenscheinlich noch nicht einmal aus. Die Masse der durchwachsenden Schläuche drückt nämlich die inneren Schichten des angrenzenden Griffelparenchyms nach außen hin flach zusammen, und so wird der leitende Teil bis zur Zone der äußeren Leitbündelgrenze, d. h. bis auf $^4/_5$ des Griffelquerschnittes ausgedehnt. Gelegentlich kommt es vor, daß in der Zone des Übergangs vom Narbengrund in den Griffel einzelne, aus den peripheren Teilen des Narbengewebes kommende Pollenschläuche noch ein Stück weit außerhalb des eigentlichen Leitstranges in den ebenfalls recht weiten Interzellularen des Griffelparenchyms wachsen. Weiter abwärts wenden sich solche Einzelgänger jedoch bald dem eigentlichen Leitkörper zu.

Die mechanischen Vorbereitungen für das Wachstum der Pollenschläuche im Griffel beginnen bei *Oenothera* etwa 5—6 Tage vor der Blütenöffnung in der Isolierung der Längswände sichtbar zu werden; 1—2 Tage später setzt die von RENNER (1919b, S. 330) geschilderte Lösung der Querwände und damit das gleitende Wachstum ihrer Zellenden ein, die sich bis zum Abschluß ihrer Streckung, einen Tag nach der Bestäubung, oft weit aneinander vorbeischieben. CAPUS (1878), der das Leitgewebe bei einer großen Zahl von Familien — allerdings nicht bei Onagraceen — studiert hat, spricht von „dissociation du tissu conducteur dans le style" (S. 214). Auf diese weitgehende Isolierung der Leitzellen bei den Onagraceen und auf die Menge des die Interzellularen ausfüllenden Schleimes hat bereits SCHLEIDEN (1845, S. 322; 1861, S. 491) hingewiesen. Die Verlängerung der Griffelleitzellen geht wie in den Zellen

des Hypanthiums, dessen auffällige Verlängerung WEINLAND bei extrem langgriffeligen Arten wie *Oenothera (Megapterium) missouriensis* näher untersucht hat, mit Beginn des Hypanthiumwachstums etwa 8 Tage vor der Blütenöffnung nur noch durch Zellstreckung vor sich. Die Leitelemente verlängern sich dabei von durchschnittlich 25 μ auf 150 μ kurz vor der Reife; bei den langen Griffeln von *Oenothera Lamarckiana* erreichen sie bis zu 450 μ im völlig ausgewachsenen, bestäubten Zustand. Als Ursache für die auffällige Streckung von Hypanthium und Griffel ist nach WEINLAND (S. 418) Auxinabgabe aus dem sehr wuchsstoffreichen Pollen über die Wände der Antheren, die in der geschlossenen Knospe der Griffelepidermis dicht anliegen, anzunehmen. Beseitigung der Antheren verhindert deshalb z. B. bei *Oenothera suaveolens*, ebenso wie bei dem von WEINLAND untersuchten *Megapterium missouriense*, die Griffelstreckung. Trotz der Wachstumshemmung reifen die verkürzten Griffel früh kastrierter Blüten noch etwas weiter; die Narben sondern Sekret ab und spreizen sich, bleiben aber grün, statt wie normal zu vergilben. Nach Bestäubung mit reifem Pollen tritt wohl Keimung auf diesen notreifen Narben ein, doch vermögen die Pollenschläuche, vielleicht schon infolge des Ausbleibens der Lockerung im Leitgewebe, nicht bis an das Griffelende vorzudringen.

C. Das Leitgewebe im Fruchtknoten.

1. Bau und Entwicklung des Leitgewebes.

Die *Ausdehnung* des Leitgewebes hängt, wie es sich versteht, mit der Anzahl der Samenanlagen zusammen. Die Zahl der Fächer beträgt bei allen von uns untersuchten Gattungen 4, mit Ausnahme von *Circaea*, die nur 2 Fächer und in jedem Fach eine einzige Samenanlage besitzt. In den langen Fruchtknoten von *Epilobium*, *Onagra*, *Raimannia*, *Hartmannia* und *Clarkia* stehen in einer einzigen Längsreihe 30—40 Samenanlagen übereinander, bei *Fuchsia* 8—40, bei *Kneiffia*, *Godetia*, *Eucharidium* etwa 20, bei *Megapterium* etwa 15, bei *Lavauxia* 10, bei *Boisduvalia* 3, bei *Gaura* gewöhnlich nur 2. Die Zahl der Längsreihen im Fach beträgt bei *Hartmannia* und *Kneiffia* 4—6, bei *Onagra*, *Raimannia* und *Fuchsia* 4, bei *Epilobium*, *Lavauxia* und *Lopezia* 2, bei *Megapterium*, *Clarkia*, *Eucharidium*, *Godetia*, *Boisduvalia* und *Gaura* nur 1.

Form und Lokalisierung des Leitgewebes im Fruchtknoten werden in der Untersuchung des Pollenschlauchweges bei *Oenothera* von RENNER und PREUSS-HERZOG (S. 217) in folgender Weise charakterisiert: „Im oberen und mittleren Teil des Fruchtknotens stellt das Leitgewebe einen mächtigen, vierkantigen zentralen Körper dar, dessen Kanten gegen die Rinnen der Plazenten vorgezogen sind ... Im unteren Bezirk des Fruchtknotens ist das zentrale Gewebe ein dichtes Parenchym, das lockere Leitgewebe erscheint in vier isolierte, vor den Plazentarfurchen liegende Stränge von annähernd elliptischem Querschnitt zerlegt."

Diese Unterschiede zwischen dem oberen und unteren Abschnitt des Leitkörpers liegen begründet in der Entwicklung des Fruchtknotens, die bei *Oenothera* und verschiedenen anderen Onagraceen vor allem im Rahmen der Theorien von der Entstehung des unterständigen Fruchtknotens mehrfach untersucht worden ist. Eingehende Darstellungen finden sich unter anderem bei BARCIANU (1874) und

GEERTS (1909), die beide auch das Leitgewebe äußerst kurz erwähnen, ohne allerdings seine Funktion zu berühren. GEERTS (S. 120) spricht von diesem kleinzelligen, lockeren Gewebe, allein im Hinblick auf seine Entwicklungsgeschichte, als von einem Verwachsungsgewebe der an den Rändern zusammenstoßenden Scheidewände; BARCIANU (S. 27) deutet nur beiläufig auf die Entstehung einer mehrschichtigen Zellgruppe hin.

Nach den Darstellungen von BARCIANU, GOEBEL (1884, S. 325) und SCHAEFER (1890, S. 100) ist der Fruchtknoten von *Oenothera* in seinem unteren Teil von Anfang an vierfächerig, weil die Ränder der Fruchtblätter kongenital mit dem zentralen Achsenzapfen wachsen. Über dem Scheitel dieses Zapfens fächern die Karpellränder den Fruchtknoten erst mit der Zeit, indem ihre Plazenten in der Mitte zusammenstoßen. Der einheitlich bleibende Raum stellt bei *Oenothera* einen sehr kleinen Zwickel dar (Abb. 14a), ausgedehnter ist er bei *Fuchsia* (Abb. 18a). Der zentrale, von der Basis ausgehende Zapfen läßt bei *Oenothera* die Hälfte der Fruchtknotenlänge frei (Abb. 14a), bei *Fuchsia* z. B. nur ein Drittel (Abb. 18a), bei *Raimannia* (Abb. 14b), *Hartmannia* und *Epilobium* gar nur ein Zehntel.

Besonders eindeutig liegen die Verhältnisse auch noch im ausgebildeten Zustand bei *Fuchsia procumbens*. Hier bleiben die Karpellränder im oberen Drittel des Fruchtknotens getrennt (Abb. 9a), und auch im unteren Teil sind die Plazentarinnen teilweise offene Spalten (Abb. 9b). Der Leitweg für die Pollenschläuche wird also im wesentlichen durch die Räume zwischen den Epidermen der Plazentaflächen dargestellt. Immerhin wuchert die Epidermis im oberen Teil schon ausgiebig. Ihre Zellen wachsen zu großen Blasen heran, teilen sich sogar wiederholt und bilden ein recht mächtiges Leitgewebe (Abb. 10a). Ähnlich klar gibt sich die epidermale Herkunft der zentralen Leitgewebe auch bei *Raimannia Drummondii* (Abb. 9c) und bei *Oenothera argillicola* zu erkennen.

Eingehender wurde die Entwicklung der leitenden Elemente an Fruchtknoten von *Oenothera suaveolens* verfolgt. Bei den übrigen *Oenothera*-Arten verläuft sie gleich; noch an Querschnitten von Knospen, die sich etwa 1—2 Tage vor der Blütenöffnung befinden und bei denen die Auflockerung der Leitzellen erst im Anfang steht, also ihr ursprünglicher Zusammenhang noch sichtbar ist, kann diese Entwicklung deutlich abgelesen werden. Auch bei den übrigen Onagraceen lassen bereits dünne Handschnitte, besonders von Alkoholmaterial, in diesem Stadium den naturgetreuen Zustand sowie Lagerung und Bau des Leitgewebes am besten erkennen, während in Mikrotomschnitten die dünnwandigen und plasmaarmen Zellen oft geschrumpft sind. Innerhalb der verschiedenen Regionen erweist sich die Zone unmittelbar über dem kuppenartig gewölbten Ende des zentralen Parenchymzapfens als besonders günstig, um das Gegeneinanderwachsen der Karpellränder und die Differenzierung der Leitzellen zu verfolgen. Einen Querschnitt durch diese Zone gibt Abb. 9d von *Oenothera rubricaulis* wieder; bei *Oenothera biennis* ist das Bild das gleiche (vgl. RENNER und PREUSS-HERZOG, Abb. 2b). Oberhalb dieser kleinen Höhlung berühren sich die Karpellränder so innig, daß die mediane Lücke verschwindet und sich der

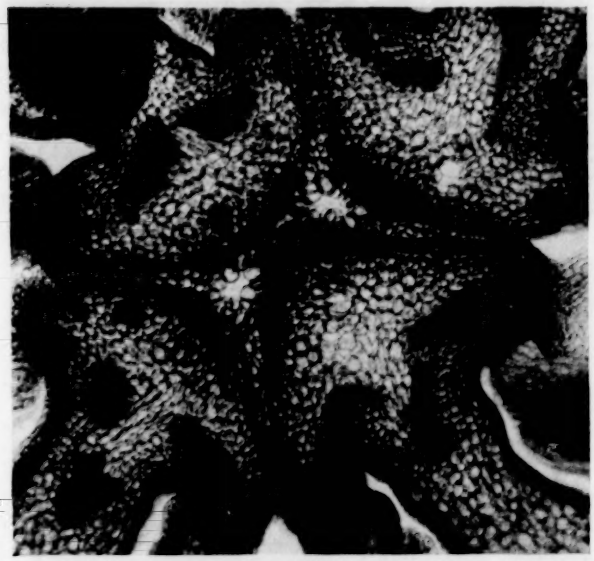


Abb. 9a.

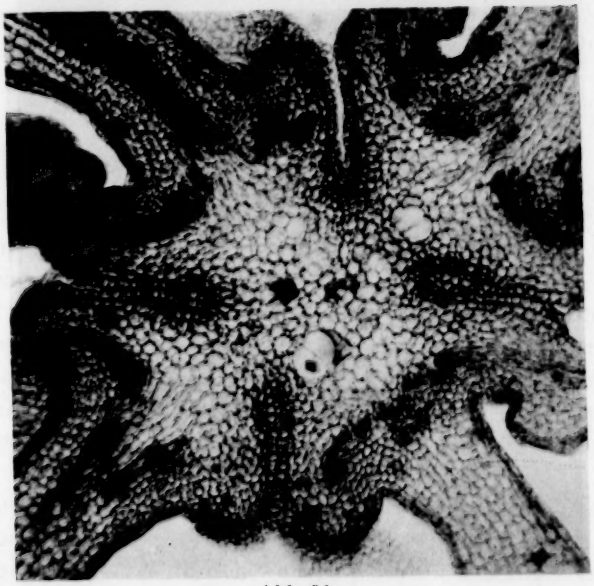


Abb. 9b.

Abb. 9a—e. Querschnitt durch das Leitgewebe im Fruchtknoten. a u. b *Fuchsia procumbens*. a im oberen Teil; b im unteren, vierteiligen Abschnitt. Handschnitte. Vergr. 63/1. c *Raimannia Drummondii*, im oberen einheitlichen Teil. Handschnitt. Vergr. 135/1. d *Oenothera rubricaulis* einheitlicher Teil, Zone über dem Achsenzapfen mit Rest der Fruchtknotenhöhle. Mikrotomschnitt. Vergr. 90/1. e *Hartmannia rosea*, oberer einheitlicher Teil. Mikrotomschnitt. Vergr. 63/1.

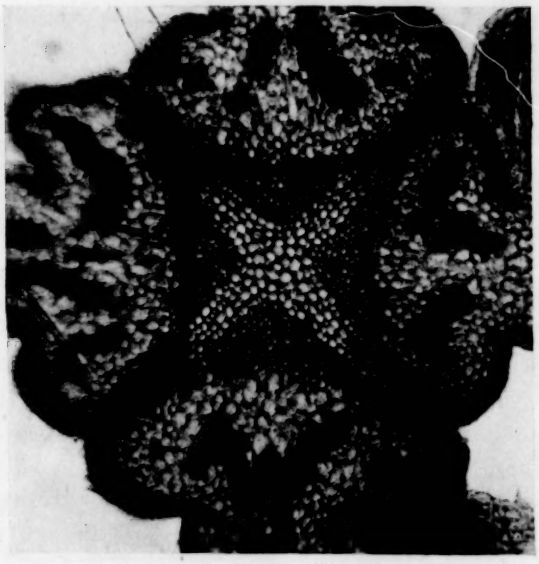


Abb. 9c.

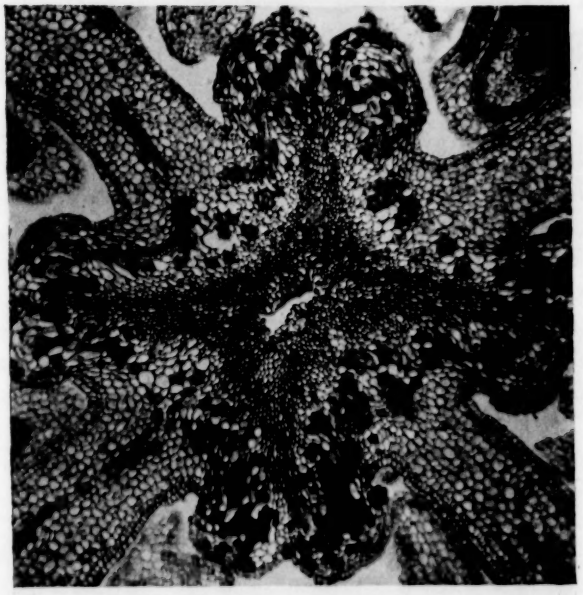


Abb. 9d.

Leitkörper von da ab bis zur Griffelbasis als einheitliches, vierkantiges Gebilde darstellt (vgl. RENNER und PREUSS-HERZOG, Abb. 2a von *Oenothera biennis*).

Im Anfangsstadium der Entwicklung hebt sich die Region des späteren Leitstranges nur durch etwas größere und mit dichterem Inhalt gefüllte Epidermiszellen von dem übrigen embryonalen Gewebe der Fruchtblattränder ab. Die erste Differenzierung beginnt bei *Oenothera suaveolens* in Knospen von 3 mm Gesamtlänge, in einem Stadium also, in dem noch keine Andeutung der Samenanlagen vorhanden ist und sich die Karpellränder der oberen Fruchtknotenhälfte noch nicht berühren.

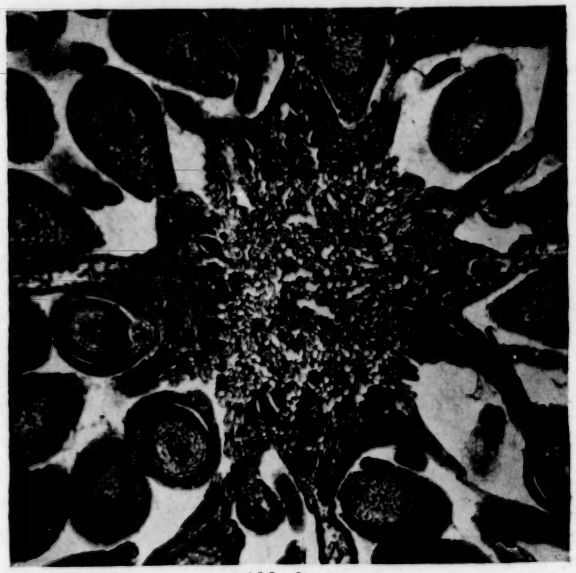
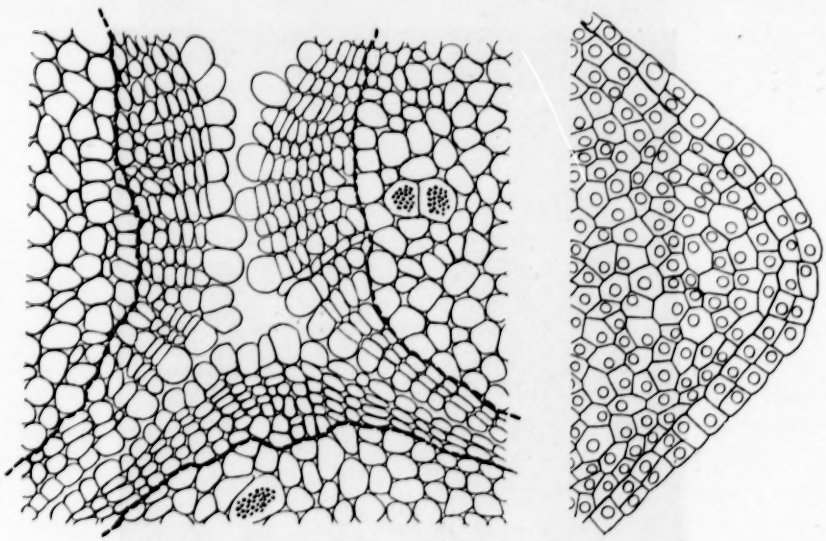


Abb. 9e.

In dem auf Abb. 11a stark konturierten Abschnitt beginnt zu dieser Zeit ein lebhaftes Randwachstum. Auffällig ist jedoch, daß die Teilungen hier nicht, wie in der Narbe, auf die subepidermale Schicht beschränkt bleiben, sondern gleich zu Beginn auf die gesamte Epidermis dieser Vermehrungszone übergreifen (Abb. 10b). Auch in den Epidermiszellen des benachbarten freien Teiles der Plazenta tritt noch gelegentlich eine derartige perikline Wand auf, doch ohne daß es zu weiterer Teilung kommt.

In Knospen von 4—5 mm Länge sind die Samenanlagen bereits umgebogene Höcker auf der Plazenta. Im freien Mittelabschnitt der Karpellränder haben sich durch weitere perikline Teilungen in der Epidermis die späteren Leitstränge als 4—5 Reihen auffällig großer, streng radial angeordneter Zellen und durch weitere geringe Zellvermehrung unterhalb dieser Reihen einige kleinere Zellen gebildet, so daß das Leitgewebe nun deutlich am Rand der Karpellwülste hervortritt. Nach der Plazentafurche zu nimmt die Zahl der Teilungen allmählich ab;

sowohl die äußere großzellige als auch die innere kleinzellige Schicht keilt nach dem Grunde der Plazentarinne hin spitz aus. Während in der Epidermis und den davon abgegebenen äußeren Zellreihen nur noch vereinzelte antikline Wände eingezogen werden, um der Oberflächenvergrößerung zu folgen, treten in den inneren Zellen einige weitere Teilungen auf, so daß die äußere großzellige und die innere kleinzellige Schicht etwa gleich breit werden (Abb. 11b). Dieses Verhältnis bleibt



a b

Abb. 10a u. b. a *Fuchsia procumbens*. Ausschnitt aus dem Leitgewebe des oberen Fruchtknotenteils, Grenze des Gewebes gestrichelt. Vergr. 160/1; b *Oenothera suaveolens*. Ausschnitt aus einem Karpellrand, Beginn der periklinen Teilungen in der Epidermis. Vergr. 500/1.

bis kurz vor der Blütenöffnung deutlich erhalten, wie Abb. 9d von *Oenothera rubricaulis* zeigt.

Viel schärfer ist die Trennung der aus der Epidermis und der aus der Subepidermis hervorgehenden Schicht bei *Oenothera argillicola* und bei *Raimannia Drummondii* (Abb. 9c); die streng radial geordneten Zellreihen lassen die Entstehungsweise des Leitgewebes noch klar erkennen, und die Beziehung zu der Gestaltung von *Fuchsia* (Abb. 9a) springt in die Augen.

Im bestäubungsreifen Zustand erscheint das Leitgewebe bei allen Onagraceen recht einheitlich gebaut. Aber ein genauerer Vergleich, der am besten an Querschnitten durch fast reife Fruchtknoten oberhalb des basalen Zentralparenchyms ausgeführt wird, deckt doch gewisse Unterschiede auf. Den umfangreichsten Leitkörper besitzt unter den Onagren *Oenothera Hookeri* (Abb. 12a), die auch die meisten taug-

lichen Samenanlagen, etwa 700, aufweist. Infolge besonders lebhafter Teilungstätigkeit ist der Leitstreifen an den breitesten Stellen 16 bis 20 Zellen stark. Seine inneren, der Achse zugekehrten Zellen unterscheiden sich in der Größe und im Plasmagehalt kaum von den äußeren. Mehr oder weniger sichtbare Unterschiede zwischen Innen- und Außenzone, bei einer Tiefe von nur 10—14 Zellen, weisen die Leitkörper von *Oenothera biennis* (Abb. 12b), *rubricaulis* (Abb. 12c), *syrticola* und der übrigen komplex-heterozygoten Onagren auf. Bei dem etwas umfangreicheren Gewebe von *Oenothera Lamarckiana* (Abb. 12d) sind die Zellen nur größer, nicht zahlreicher.

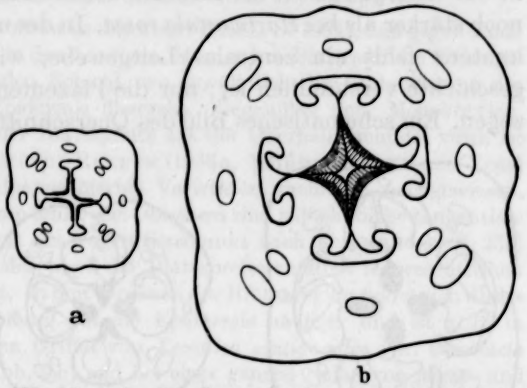


Abb. 11a u. b. *Oenothera suaveolens*, Querschnitte durch den oberen Teil junger Fruchtknoten. a Plazenten noch nicht zusammenstoßend. Stark umrandet die Zone der periklinen Epidermisteilungen am inneren Rand der Karpellwülste; b etwas älterer Fruchtknoten mit zusammengewachsenen Plazenten. Grob schraffiert die äußere, großzellige, fein schraffiert die innere, kleinzellige Zone. Vergr. 32/1.

Besonders mächtig ist der zentrale Leitkörper bei den untersuchten Arten von *Hartmannia* ausgebildet. Er hebt sich bei *Hartmannia rosea* (Abb. 9e, *Hartmannia tetraptera* und *Hartmannia glauca* zeigen dasselbe) auf Mikrotomschnitten durch den oberen Fruchtknotenabschnitt hell von dem an Raphiden und Gerbstoff reichen und deshalb dunkler gefärbten Grundparenchym ab; die Placentafurchen sind sehr seicht. Vergleichbar mit dem Bild von *Hartmannia rosea* ist das Mikrophotogramm von

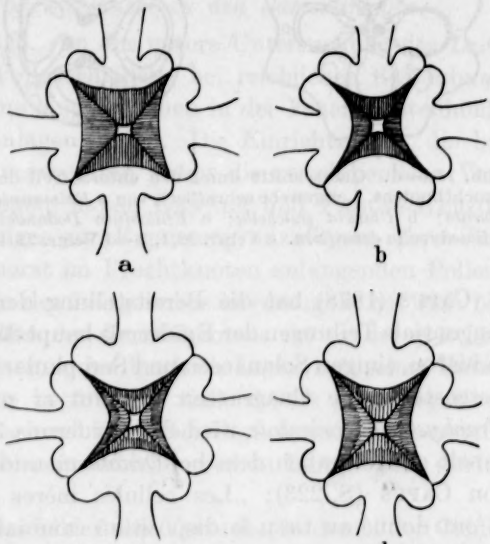


Abb. 12a—d. Querschnitte durch reife Fruchtknoten von *Oenothera* in der Höhe dicht über dem Achsenzapfen, schematisch, Leitgewebekörper schraffiert. a *Hookeri*; b *biennis*; c *rubricaulis*; d *Lamarckiana*. Vergr. 25/1.

Oenothera biennis Luckenwalde bei RENNER und PREUSS-HERZOG (Abb. 2a); der Leitstrang erscheint in dieser Zone noch etwas breiter als in der tiefergelegenen der Abb. 2a, aber der Mantel von Grundgewebe ist noch stärker als bei *Hartmannia rosea*. In der unteren Gegend des Fruchtknotens fehlt ein zentrales Leitgewebe, wie aus der Entwicklungsgeschichte verständlich ist; nur die Plazenten sind von Leitzellen überzogen. Ein schematisches Bild des Querschnittes aus dieser Region geben RENNER und PREUSS-HERZOG (Abb. 3a) von *Oenothera biennis*; die übrigen Onagren verhalten sich nicht anders, und auch andere Gattungen mit vielsamigen Früchten wie *Hartmannia*, *Raimannia*, (Abbildung 13a) *Megapterium* und *Kneiffia* sind sehr ähnlich gebaut. Auch *Clarkia* (Abb. 13b) schließt sich noch insofern an, als die Leitgewebestreifen sich nach innen verbreitern. Bei *Epilobium* (Abb. 13c) und *Boisduvalia* (Abb. 13d) sind diese Streifen gegen die Achse hin schmaler als gegen die Fächer.

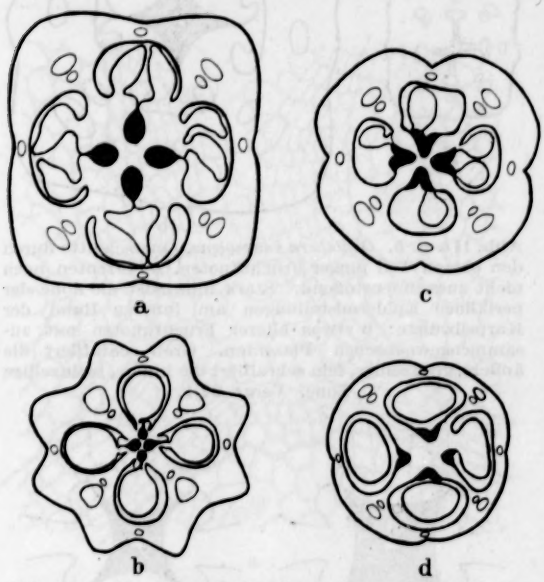


Abb. 13a—d. Querschnitte durch den unteren Teil des Fruchtknotens, Leitgewebe schraffiert, von a *Raimannia odorata*; b *Clarkia pulchella*; c *Epilobium Dodonaei*; d *Boisduvalia densiflora*. a Vergr. 12/1, b—d Vergr. 25/1.

CAPUS (1878) hat die Bereitstellung der Leitelemente allein durch tangentiale Teilungen der Epidermis hauptsächlich bei den Boraginaceen, Labiaten, einigen Solanaceen und Scrophulariaceen sowie bei Kompositen festgestellt; die Onagraceen erwähnt er nicht. Bei der Boraginacee *Trachystemon orientale* wird die Epidermis 3—4schichtig, und das Bild ähnelt einigermaßen dem bei *Oenothera* und *Fuchsia*; die Beschreibung von CAPUS (S. 223): „Les cellules mères viennent de se dédoubler et ont donné au tissu la disposition cambiale caractéristique" trifft für unsere Objekte sogar noch besser zu als für das seine (vgl. CAPUS, Fig. 9, S. 18).

Es handelt sich bei den von CAPUS angeführten Beispielen jedoch nur um solche Fruchtknoten, die eine oder wenige Samenanlagen enthalten und deren Leitgewebe sich meistens auf einen Streifen von wenigen Zellen Breite und Tiefe beschränkt. Im Gegensatz zu den Onagraceen

entsteht bei den vielsamigen und daher mit umfangreichem Leitkörper ausgestatteten Fruchtknoten anderer Angiospermen das Bildungsgewebe gewöhnlich aus der subepidermalen Schicht (CAPUS, S. 234ff.).

In jungen Laubblättern ist oft zu beobachten (TROLL, S. 1004), daß gegen Ende des Randwachstums vor allem in den häutigen Säumen am Blattrand die Teilungstätigkeit von der subepidermalen Schicht, wo gewöhnlich die Verbreiterung des Blattes stattfindet, auf die Epidermis übergeht. Gegenüber den Monokotylen, bei denen oft ein großer Teil der Blattspreite aus der Oberhaut gebildet wird, ist dieser Vorgang bei Dikotylen selten; RENNER (1936a, 1936b; RENNER und VOSS) hat ihn an einer Reihe randpanaschierter Varietäten mehrfach nachgewiesen, wo er den rein grünlaubigen Arten fehlt. Bei *Oenothera* sind jedoch solche tangentiale Aufspaltungen in der Epidermis am Vegetationspunkt nach KRUMBHOLZ (S. 235) Ausnahmeerscheinungen; das Mesophyll der Blattspreite entsteht im wesentlichen aus der subepidermalen Schicht. In den Organen der Blütenregion findet sich dieses Übergreifen der periklinen Teilung auf die Epidermis häufiger und ist z. B. in den Epidermiszellen der jungen Griffel von *Veronica gentianoides* var. *albocincta* (RENNER und VOSS, S. 367, Abb. 9b) und bei einer ganzen Reihe von Mono- und Dikotylen, vor allem an Fruchtblattepidermen der Liliacee *Gasteria* und mehrerer *Helobiae* beobachtet worden (KAUSSMANN). Den Beginn dieses Übergreifens stellt LEINFELLNER (S. 509) bei *Butomus* erst kurz vor dem Aufblühen fest; bei *Hydrocleis* findet er es in einem Stadium, in dem die ersten Samenanlagen gebildet werden, was der Entstehung des Leitgewebes bei *Oenothera* in etwa entspricht.

2. Die Leitung der Pollenschläuche zu den Samenanlagen.

Wir kommen zu der Frage, von der unsere Untersuchung des Leitgewebes ausging: wie die Pollenschläuche bei reichlicher Bestäubung sich so verteilen, daß sie ohne langes Suchen in der Fruchtknotenhöhle die unbefruchteten Samenanlagen finden. Die Einrichtungen, die bei *Oenothera biennis* und den verwandten Arten die zweckdienliche Verteilung der Schläuche bedingen, haben RENNER und PREUSS-HERZOG beschrieben; es ist nur weniges zur Ergänzung anzufügen. Ihre Vermutung (S. 221), daß die zuerst im Fruchtknoten anlangenden Pollenschläuche die zentralen Teile des Leitgewebes bevorzugen, hat sich bestätigt. In der oberen Hälfte des Fruchtknotens ist es der mittlere Teil des einheitlichen Leitstranges, der durch die Lockerheit seines Baues die Bewegung der Schläuche begünstigt; vielleicht ist auch negativer Aerotropismus an der Leitung nach innen beteiligt, denn die Sauerstoffversorgung des an interzellularem Schleim reichen Leitgewebes dürfte nicht die beste sein.

Bei einer Reihe später zu schildernder Versuche, in denen der Griffel kurze Zeit nach der Bestäubung abgeschnitten wurde, so daß nur wenige Schläuche in den Fruchtknoten eindringen konnten, war an Längsschnitten immer wieder zu verfolgen, daß die ersten Schläuche zu den untersten Samenanlagen vorzustoßen pflegen (vgl. dazu RENNER 1919b, S. 306; HIORTH, S. 179). Je später die Schläuche den Fruchtknoten erreichten, um so weiter wurden sie nach außen gedrängt, weil sie den

von früher angekommenen Schläuchen besetzten Raum meiden. So füllt sich der Fruchtknoten von unten nach oben mit befruchteten Samenanlagen auf. Allerdings wird, wie an spärlich bestäubten Blüten von *Oenothera biennis* (Abb. 14a) beobachtet wurde und auch leicht zu verstehen ist, eine streng akropetale Reihenfolge der zur Befruchtung kommenden Samenanlagen nicht eingehalten. Erst von der Mitte an, wo das Leitgewebe sich um den soliden Achsenzapfen in vier Stränge spaltet, werden die Schläuche zwangsweise weiter zu den Plazenten geführt.

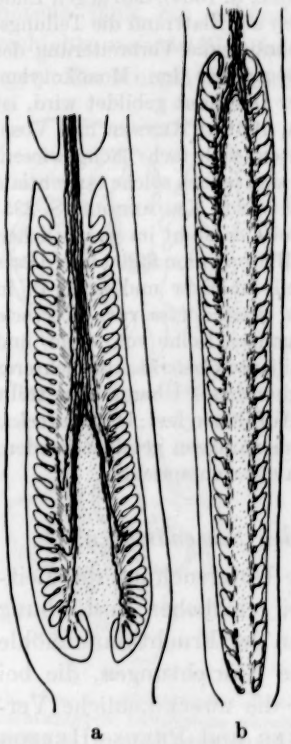


Abb. 14a u. b. a *Oenothera biennis*. Verteilung der ersten Pollenschläuche im Fruchtknoten, Längsschnitt. Leitgewebe gestrichelt, Parenchymzapfen punktiert. Vergr. 7,5/1. b *Raimannia odorata*. Weg der ersten Pollenschläuche im Fruchtknoten, Längsschnitt. Vergr. 5/1.

Im alleruntersten Teil des Fruchtknotens werden die Schläuche geraden Weges zu den Plazenten und zu den Samenanlagen geleitet (Abb. 14a; vgl. RENNER und PREUSS-HERZOG, S. 220). Überall sonst aber geraten die Schläuche früher oder später in ein wohl zur Hauptsache den Plazentarinnen angehörendes Gewebe, dessen Zellen mit ihrer längsten Achse schräg nach innen und unten orientiert sind. In Abb. 14a ist die Richtung der Zellen durch Striche angedeutet. Dieses Gewebe ist in den beiden Zonen des Fruchtknotens, in der oberen echt und in der unteren kongenital, verwachsen und durchaus gleich beschaffen, wie sich auch die Plazentarinnen in den beiden Zonen in keiner Weise unterscheiden. Ein Pollenschlauch, der von innen her in diese Zone eintritt, wird durch die Interzellularen nach außen und oben geführt, wobei die Umbiegung recht schroff erfolgen kann (RENNER und PREUSS-HERZOG, S. 218f.).

Wie in der Narbe folgen die Pollenschläuche bei der Zuleitung zu den Samenanlagen weitgehend dem Weg des geringsten Widerstandes, der sie oft erst über beträchtliche Umwege zum Ziel führt. Beispiele solcher Umlenkung durch hemmende Zellgruppen bilden RENNER und PREUSS-HERZOG von *Oenothera biennis* ab (Abb. 5 und 6). Unsere Abb. 15, 16a und 16b zeigen dieselbe Erscheinung von *Oenothera (Hookeri* × *biennis) hookerirubata* und von *Oenothera ammophila*.

Nach Bildern wie in Abb. 16b hat man den Eindruck, daß sehr inhaltsreiche, vielleicht besonders stark wachsende Schläuche sich schwerer aus der geraden Bahn abdrängen lassen als schwächerwüchsige. Wie unregelmäßig die Oberfläche der Schläuche modelliert sein kann, wenn sie sich der Gestalt der berührten Interzellularräume anpassen, zeigt der nicht umgelenkte Schlauch in Abb. 16b besonders deutlich. Verzweigung der Schläuche ist in diesen peripheren Teilen des Leitgewebes häufig; vermutlich deutet Verästelung auf eine gewisse Hemmung des Wachstums hin.

Von den übrigen Gattungen schließen sich *Megapterium* und *Godetia* am nächsten an *Onagra* an. Bei *Hartmannia* (untersucht wurden *Hartmannia rosea, tetraptera, glauca*) ist die Zone der schräg rückwärts zu den Samenanlagen streichenden Elemente schmaler (Abb. 17a) und besteht aus stärker aufgelockerten, kurzen und breiteren, zum Teil sogar eiförmigen oder kugeligen Zellen. Damit entfällt für einen großen Teil der Pollenschläuche das Hauptmoment für die schroffe Änderung der Wachstumsrichtung beim Austritt aus dem zentralen Leitgewebe. Die Schläuche wachsen daher bei der Annäherung an den Plazentarand nur zu einem Teil unter Umbiegen eine kurze Strecke schräg rückwärts, zum Teil streben sie auf kürzerem Weg schräg abwärts den Samenanlagen zu, wobei Verzweigungen nicht häufig sind.

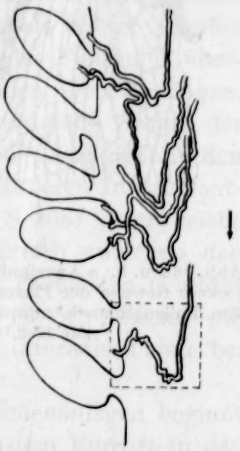


Abb. 15. *Oenothera hookeri-rubata*. Pollenschläuche in der schräg zu den Samenanlagen hinführenden Leitzone, Längsschnitt. Vergr. 25/1.

Ein anderer Unterschied gegenüber den Oenotheren besteht darin, daß bei *Hartmannia* infolge der Länge des Funikulus die Mikropyle von der Plazenta ziemlich weit entfernt ist und die Pollenschläuche diese Strecke notwendig außerhalb des Leitgewebes zurücklegen müssen. Gelegentlich verzweigen sich die Schläuche noch dicht unterhalb der Mikropyle (Abb. 17a).

Bei *Raimannia* (untersucht wurden *Raimannia Drummondii, odorata, Berteriana, Argentinae*) laufen die Pollenschläuche ebenfalls schon nahe der Oberfläche der Plazenten von oben nach unten (Abb. 14b). Das einheitliche Stück des Leitstranges ist hier sehr kurz, und die Plazentarinnen sind seicht. Die periphere Leitgewebszone besteht aus ziemlich langen, aber wenig aufgelockerten Zellen (Abb. 17b), und die bei *Raimannia Drummondii* häufig verzweigten Schläuche finden fast stets ohne Umbiegung den Weg schräg abwärts zu den Samenanlagen. Die den Fruchtknoten zuerst erreichenden Schläuche laufen in der äußeren

Zone des Leitgewebes und wenden sich schon auf der Höhe der ersten Samenanlagen diesen zu. Damit stimmt die Beobachtung von WEIDNER-

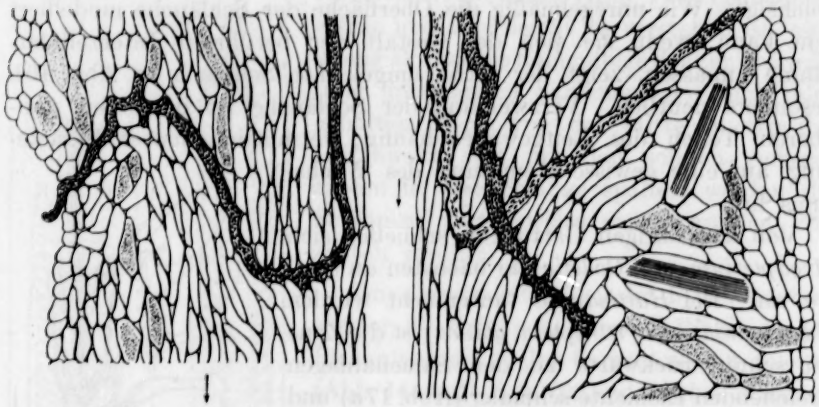


Abb. 16a u. b. a Ausschnitt aus Abb. 15 vergrößert: Umbiegen des Pollenschlauches in das lockere Gewebe der Plazentafurche. b *Oenothera ammophila*. Plazentarand, Längsschnitt. Ein Pollenschlauch normal umbiegend, ein anderer, besonders plasmareicher, senkrecht zur Richtung der Leitzellen durchstoßend. Vergr. 125/1.

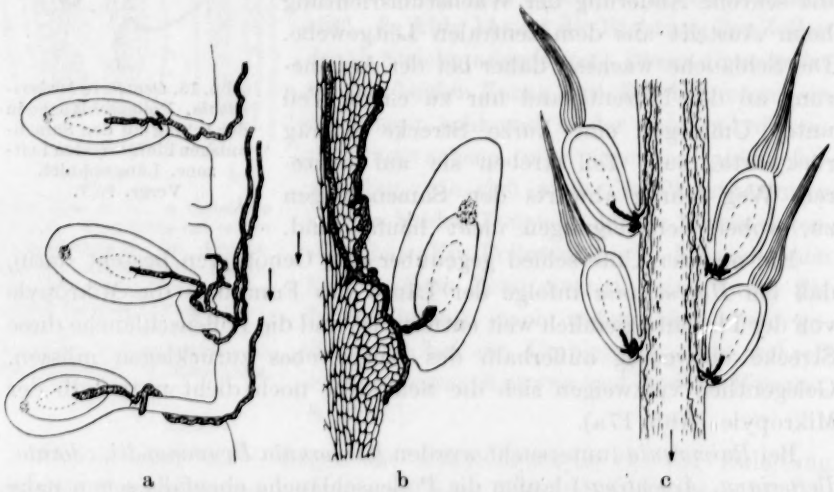


Abb. 17a—c. a *Hartmannia tetraptera*. Plazenta mit Pollenschläuchen. Längsschnitt. Vergr. 45/1. b *Raimannia Drummondii*. Plazentarand mit verzweigtem Pollenschlauch. Längsschnitt. Vergr. 55/1. c *Epilobium hirsutum*. Fruchtknoten, Längsschnitt. Einbiegen der Pollenschläuche zu den Samenanlagen und haustorienartige Verzweigungen in den Mikropylen. Rechts und links oben aporogames Eindringen der Pollenschläuche durch das äußere Integument. Vergr. 22/1.

RAUH (S. 454) überein, daß bei *Raimannia (Eu-Oenothera) longiflora* nach spärlicher Bestäubung die unbefruchteten Samenanlagen sich zur

Hauptsache im unteren Teil der Frucht befinden. Ähnlich wie *Raimannia* verhalten sich *Clarkia elegans*, *Clarkia pulchella* und *Eucharidium concinnum*.

Ausgesprochen glatt geht die Zuleitung der Pollenschläuche in den langen Fruchtknoten der *Epilobien* vonstatten. Der solide Achsenzapfen reicht ebenso weit nach oben wie bei *Raimannia*, ist aber dünner. Die langen, schlauchförmigen Leitzellen laufen fast parallel zur Plazentaoberfläche und führen die Schläuche ohne Umwege direkt auf die Samenanlagen zu (Abb. 17c). Die Zone der bei *Oenothera* umbiegenden Leitzellen fällt hier völlig fort, da das Leitgewebe als breiter Streifen die trichterförmige Plazentarinne bis zum Ansatz des Funikulus überzieht (Abb. 13c). Hemmungserscheinungen, vor allem Verzweigungen, sind daher vor den Samenanlagen selten. Erst wenn die Region der Mikropyle erreicht ist, zu der bei *Epilobium* die Pollenschläuche in den meisten Fällen aporogam mit Durchbrechung des äußeren Integumentwulstes gelangen (vgl. Werner, S. 12; Täckholm, S. 308f.), setzt reiche Verzweigung ein (Abb. 17c). Diese führt im Bereich zwischen den Integumenten zu den auffälligen haustorienartigen Fortsätzen (s. unter anderem Hofmeister 1847, S. 789; Werner, S. 5f., Täckholm, S. 297f.), die für die Mehrzahl der Onagraceen charakteristisch sind, bei den Oenotheren jedoch fast völlig fehlen.

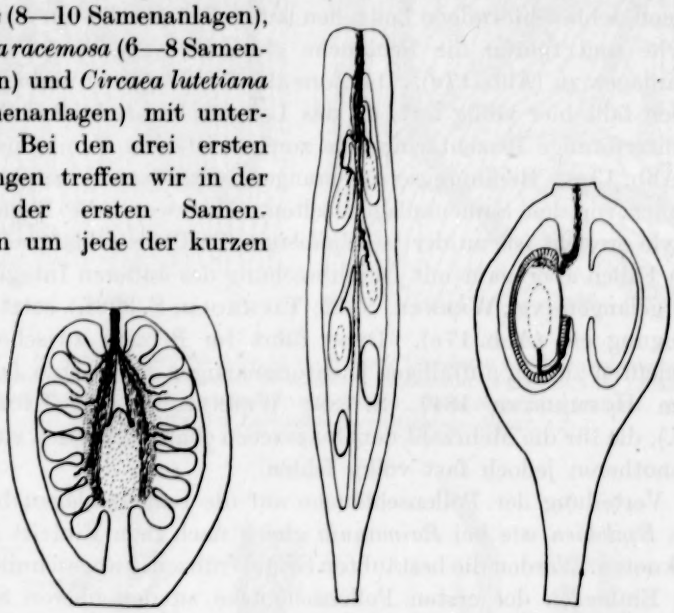
Die Verteilung der Pollenschläuche auf die Samenanlagen beginnt bei den *Epilobien* wie bei *Raimannia* gleich nach dem Eintritt in den Fruchtknoten. Werden die bestäubten Griffel frühzeitig abgeschnitten, so ist das Einbiegen der ersten Pollenschläuche zu den oberen Samenanlagen gut zu verfolgen. Die Epilobien verhalten sich darin so, wie es gewöhnlich bei langen Fruchtknoten beobachtet wird. Als Beispiel sei auf *Melandrium* hingewiesen (Correns 1918, S. 1195; 1921, S. 339/40), wo aus der Verteilung der Nachkommen über die Länge des Fruchtknotens ersichtlich wird, daß in diesem Fall die schnellsten, weibchenbestimmenden Pollenschläuche vornehmlich die oberen Samenanlagen befruchten, jedoch nicht in streng basipetaler Reihenfolge.

Pollenschläuche der Epilobien, die zu früh in die Fruchtknotenhöhle austreten und dort nicht gleich unbefruchtete Samenanlagen finden, wachsen wahrscheinlich über längere Strecken außerhalb des Leitgewebes unter Verzweigung. Daß Pollenschläuche im Blütengrund von *Epilobium roseum* sich reich verzweigen, erwähnt Renner (1919b, S. 337), ebenso v. Walderdorff (S. 92).

In den länglich-eiförmigen Fruchtknoten der untersuchten *Fuchsia*-Arten gehen im oberen Teil die vier Karpellränder nur eine lose Verbindung ein; bei *Fuchsia procumbens* bleiben sie sogar dauernd getrennt (vgl. oben). Zwischen den lockeren, nahe der Plazenta fast kugelig abgerundeten Leitzellen vermögen sich die Pollenschläuche den

Samenanlagen ungehindert direkt zuzuwenden (Abb. 18a). Verzweigungen und Zurückbiegung sind kaum zu beobachten.

Um festzustellen, ob die Leitung der Pollenschläuche bei nur wenigen Samenanlagen grundsätzlich nach dem gleichen Prinzip wie bei den vielsamigen Formen vonstatten geht, wurden noch *Boisduvalia densiflora* (mit 12 Samenanlagen im Fruchtknoten), *Gaura Lindheimeri* und *Gaura biennis* (8—10 Samenanlagen), *Lopezia racemosa* (6—8 Samenanlagen) und *Circaea lutetiana* (2 Samenanlagen) mit untersucht. Bei den drei ersten Gattungen treffen wir in der Höhe der ersten Samenanlagen um jede der kurzen



a b c

Abb. 18a—c. a *Fuchsia procumbens*. Fruchtknoten mit wenigen Pollenschläuchen, Längsschnitt. Vergr. 8/1. b *Gaura Lindheimeri*. Fruchtknoten mit Pollenschläuchen, Längsschnitt. Scheidewände geschwunden. Die gezeichneten Samenanlagen liegen nicht alle in einer Ebene. Vergr. 8/1. c *Circaea lutetiana*. Fruchtknoten, Längsschnitt. Weg des Pollenschlauches, dessen mittlerer Teil durch den Funikulus verdeckt ist, durch die seitlich verschobene Mikropyle. Vergr. 20/1.

Plazentarinnen einen schmalen Leitstreifen von 2 bis 4 Zellen Tiefe an, der aus der radialen Anordnung seiner Zellen erkennen läßt, daß er durch perikline Epidermisaufspaltung entstanden ist. Im Fruchtknoten von *Boisduvalia* (Abb. 13d) führen die langen Zellen dieses Leitstreifens die Pollenschläuche endotrop bis zum Ansatz des kurzen Funikulus wie bei *Epilobium* und auf kürzestem Weg in die Mikropyle. Bei *Gaura* (Abb. 18b) kriechen die Schläuche nach Austritt aus dem schmalen Leitstrang ähnlich suchend über die langen Funikuli zur Mikropyle wie bei *Hartmannia tetraptera*. Noch weiter geht die Reduktion des leitenden Gewebes bei *Circaea* (Abb. 18c), wo, wie bereits gesagt, jedes der beiden Fruchtknotenfächer nur eine einzige Samenanlage birgt. Dort tritt der Pollenschlauch unmittelbar über der Samen-

anlage aus, umwächst auf blasenartig vorgewölbten Zellen den kurzen Funikulus und wandert auf der flachen Epidermis des Interguments bis zu der gegen den Funikulus verschobenen Mikropyle, wo ihn eine buckelförmige Vorwölbung des inneren Integuments und des Nucellus abfängt.

D. Die Leitung der Pollenschläuche in anderen vielsamigen Fruchtknoten.

Zum Vergleich wurde untersucht, ob noch in anderen Familien mit ausgesprochen vielsamigen Fruchtknoten und endotroper Leitung die Pollenschläuche auf ähnlich erschwertem Weg zu den Samenanlagen gelangen wie bei *Oenothera*. Da bisher unseres Wissens kein solches Beispiel bekannt ist, wurden als Auswahl solcher Arten *Cephalanthera rubra*, *Gymnadenia conopea*, *Antirrhinum majus*, *Digitalis ambigua*, *Nicotiana tabacum*, *Berteroa incana* und *Conringia* spec. untersucht. In allen Fällen werden die Pollenschläuche nach Austritt aus dem Griffel-Leitstrang auf direktem Wege möglichst nahe der Plazentaoberfläche zu den Ovula geführt, sei es durch stärkere Auflockerung wie in den Plazentaverlängerungen der Cruciferen, sei es durch stärkere Verschleimung der Leitzellen wie bei den Orchideen. Es findet sich aber auch in keinem dieser Fruchtknoten ein derartig dichtes und weit nach innen verlagertes Leitgewebe wie bei *Oenothera*. Selbst bei den Solanaceen und Scrophulariaceen, deren Fruchtblätter nach Dalmer (S. 19) und nach eigener Beobachtung bis zur Zone ihrer Verschmelzung auf ihrer Innenseite an der Leitung teilnehmen, bleiben die Ränder der Fruchtblätter stets getrennt. Von ihrer Verwachsungsstelle im oberen Drittel des Fruchtknotens ab geht die Leitung der Pollenschläuche noch eindeutiger als bei den in etwa damit zu vergleichenden *Epilobium*- und *Raimannia*-Arten allein auf ihrer Außenseite dicht unter der Plazentaoberfläche vonstatten.

Wir dürfen wohl annehmen, daß wie bei *Oenothera* die Verteilung der Pollenschläuche auf die langen Fruchtknoten weitgehend durch die anatomische Differenzierung im Leitgewebebau bestimmt wird, also im wesentlichen mechanisch bedingt ist. Bei der rotvioletten Sippe von *Matthiola incana* (Kuhn 1937) werden nach spärlicher Bestäubung ebenfalls bevorzugt die untersten Samenanlagen zuerst befruchtet. Dort nimmt Kuhn (S. 460f.) als Ursache der Verteilung ein Konzentrationsgefälle von „unspezifischen wachstumsregulierenden Substanzen" an.

IV. Zur Biologie und Physiologie des Pollens.

A. Keimung und Wachstum der Pollenschläuche unter natürlichen und künstlichen Bedingungen.

Wie auf der Narbe geht die Keimung des Pollens auf dem künstlichen Medium fast augenblicklich vonstatten. Auf Agar zeigen sich die ersten Schlauchspitzen bereits innerhalb von 3—5 min und erreichen in den ersten 10 min Längen bis zu reichlichem Pollendurchmesser, d. h. 150—200 μ. Gegenüber indirekter Wasseraufnahme auf quellendem Narbenschleim, wo etwa bis zu 60% der gesunden Körner ungestörte Keimung, aber nur mäßige Schlauchbildung zeigen, keimen auf Agargallerte gewöhnlich 80—90%, im Optimum bei *Oenothera biennis* 92% der aktiven Körner, bei *Oenothera Hookeri* bis zu 95%. Die nicht gekeimten Sporen waren meistens etwas geschrumpft, also wohl wirklich keimungsunfähig.

Infolge der ausgiebigen Wasseraufnahme werden auf Agar vielfach aus allen drei Ecklappen des Kornes Schläuche hervorgetrieben, von denen jedoch, wie bei normaler Keimung auf der Narbe, gewöhnlich nur einer zu größerer Länge auswächst, während die übrigen ihr Wachstum daraufhin bald einstellen.

Auf dem Agar bohrt sich die wachsende Pollenschlauchspitze oft in das kolloidale Substrat hinein und pflegt dann weit glatter als auf der Oberfläche fortzuwachsen. Dieses Eindringen tritt sowohl mit als auch ohne Narbenschleimunterlage unter dem Agar ein, wird demnach nicht durch eine chemotropische Wirkung des Narbensekretes hervorgerufen. Ob negativer Aerotropismus vorliegt, wie er die männlichen Gametophyten von *Narcissus Tazetta*, *Azalea* und *Rhododendron* vom Rande des Kulturmediums ins Innere wachsen läßt (MOLISCH, S. 434/35), wurde nicht untersucht. Sehr ausgeprägt kann die Reizbarkeit nicht sein, da ein Teil der Schläuche stets auf der Agaroberfläche bleibt.

Im Leitgewebe werden die rückwärtigen Schlauchteile durch Kallosepfropfen von der wachsenden Spitze abgetrennt, deren polare Differenzierung (RENNER 1919b, S. 333) für alle Onagraceen charakteristisch ist; selbst in den kurzen Schläuchen von *Circaea lutetiana* wurde eine solche Bildung, mit fingerförmigem Fortsatz auf der Stirnseite, im Abstand von etwa 900 μ hinter der wachsenden Spitze angetroffen. Auf künstlicher Unterlage war stets die gesamte Schlauchlänge von Plasma durchflossen und frei von Kallosepfropfen, anders als z. B. bei den kurzen Pollenschläuchen von *Vinca minor* (BOBILIOFF-PREISSER, S. 470; BRINK, S. 429). Bei *Oenothera* wird das Fehlen der Abriegelung in den Kulturen verständlich, wenn wir die maßgebenden Längen im Leitgewebe damit vergleichen: bei *Oenothera Hookeri* wird der erste Kalloseverschluß im Griffelanfang etwa 1,5—1,8 cm hinter der Spitze sichtbar, und das ist gerade die Länge, die wenige Schläuche auf künstlichem Substrat selbst unter optimalen Lebensbedingungen nur eben erreichen.

Die Lebensdauer der Schläuche ist im günstigsten Falle in der Kultur mit 36—40 Std ungefähr die gleiche wie im Leitgewebe; vielleicht ist die Unfähigkeit der Schläuche, unter den in unseren Experimenten gegebenen Umständen Kallosepfropfen zu bilden und damit den Zellraum abzugrenzen, eine Ursache mit für das Aufhören des Wachstums. Es sind nur wenige Pollensorten und nur solche aus Blüten mit einem Leitweg von wenigen Millimetern bis zu 1,5 cm bekannt, z. B. *Impatiens Holstii* (VOM BERG, S. 139) und *Vinca minor* (BOBILIOFF-PREISSER, S. 462), deren Pollenschläuche die zur Befruchtung notwendige Länge auf dem künstlichen Substrat zu erlangen vermögen, und auch dann nur unter optimalen Kulturbedingungen. Die längsten bei *Oenothera Hookeri* beobachteten Pollenschläuche erreichten mit 16 und 17 mm nur etwa $^1/_6$ der Länge des Leitweges in der Blüte; auch die höchste Wachs-

tumsgeschwindigkeit betrug mit 0,9—1,5 mm in der Stunde ungefähr $^1/_6$ gegenüber der in der Blüte; der mittlere Zuwachs in den ersten 20 Std, in denen das Wachstum noch gut vonstatten geht, erreichte sogar nur etwa $^1/_{10}$ des im Griffel ermittelten Wertes.

Wie Renner (1919b, S. 331) und Kühlwein (S. 249) feststellten, ist die Keimung des Pollens auf der Narbe wie auf dem Kulturmedium von dem Stärkegehalt der Körner weitgehend unabhängig. Für das weitere Wachstum der Pollenschläuche gilt das gleiche. Die fast stärkefreien Schläuche aus Körnern, die 24 Std bei 36° C oder 4—5 Tage bei 20—25° C in feuchter Kammer gehalten werden und dabei ihre Stärke bis auf winzige Reste abgebaut haben, wachsen ebenso regelmäßig bis zum Fruchtknoten wie die stärkereichen aus frischem Pollen. Solche entstärkten Körner zeigen eine geringe Erhöhung ihres unter normalen Umständen sehr niedrigen Fettgehaltes (vgl. Renner 1919b, S. 328). Eine auffällige Bildung von Fett in größeren Tropfen tritt nach 24stündigem Aufenthalt des Pollens in feuchter Kammer bei 38—40° C ein, wobei auch die letzten, mit Chloraljod nachweisbaren Reste von Stärke verschwinden, der Pollen allerdings auch seine Keimfähigkeit einbüßt. Ein wesentlicher Teil der Stärke geht in solchen Versuchen wohl immer durch Atmung verloren. Bei Trockenlagerung bleiben Entstärkung und Fettbildung aus; in den Blüten im Freien ist eine geringe Veränderung des Polleninhaltes nur bei sehr warmem, aber nicht zu trockenem Wetter zu beobachten.

Nähere Prüfung der künstlich entstärkten Pollenkörner von *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera Hookeri* ergibt, daß der Keimprozentsatz zwar etwas vermindert ist, daß aber die einmal ausgewachsenen Pollenschläuche keine sichtbare Einbuße an Vitalität erkennen lassen. Auf Narbenschleim bleiben die normal und verhältnismäßig lang auswachsenden Schläuche frei von Stärke. Auf der Narbe dagegen und bei fortschreitendem Wachstum im Griffel regenerieren etwa $^2/_3$ von ihnen einen Teil ihrer Reservestärke. Noch stärker als im Griffel tritt diese Regeneration auf Zuckeragar ein; nach kurzem Wachstum enthalten die Pollenschläuche bereits wieder beträchtlich große Stärkekörner, fast so große wie der frische Pollen. Bei diesen Versuchen fiel es auf, daß nur in etwa der Hälfte der Schläuche die Stärkekörner wieder die ursprüngliche Stärkeform annahmen, während die übrigen Schläuche mit rundlich bis oval geformter Stärke vollgestopft waren. Im Leitgewebe trat diese Veränderung der typischen Gestalt bei der Regeneration nur gelegentlich auf. Neubildung von Stärke in zuckerhaltigem Medium, sogar bei ursprünglich stärkefreiem Pollen, ist unter anderem von *Narcissus* (Mangin 1886, S. 517) bekannt. Während bei *Oenothera* auch der normal stärkehaltige Pollen auf Zuckeragar eine geringe Anreicherung erkennen läßt, beobachtete Tischler

(1917, S. 457) bei den ebenfalls schnell wachsenden Pollenschläuchen von *Plantago media* trotz des zuckerhaltigen Substrates baldiges Abschmelzen der vorhandenen Reservestärke.

In der Blüte tritt bei *Oenothera* 5—6 Tage vor der Öffnung, bei *Epilobium* in entsprechenden Stadien, in allen Zellen des Leitgewebes einschließlich der Narbenpapillen transitorische Stärke auf, die mit der Reife des Leitgewebes, einen Tag vor der Blütenöffnung, wieder gelöst ist. Zur Zeit der Bestäubung sind die Leitzellen daher völlig stärkefrei, so daß die gewöhnlich stärke- und plasmareichen Pollenschläuche nach Chloraljodbehandlung auffällig aus ihrer Umgebung hervortreten. Zu gleicher Zeit wird der Zuckerreichtum des Leitgewebes in dem kräftigen Niederschlag nach Behandlung mit FEHLINGscher Lösung sichtbar.

Es könnte den Anschein erwecken, als ob für den großen Kohlenhydratbedarf der schnellwüchsigen Haplonten selbst die Stärkescheiden um die Gefäßbündel des Griffels in Anspruch genommen werden, da deren große Stärkekörner in der Regel 1—$1^1/_2$ Tage nach der Bestäubung völlig verschwindet. Bei *Lilium* sieht GREEN (1894, S. 227) die kräftige Stärkescheide des Griffels als ein solches Reservoir an und vermutet, daß ihre Auflösung durch die Diastase der wachsenden Pollenschläuche erfolge. Bei *Oenothera* und in ähnlicher Weise bei den übrigen Onagraceen ist die Stärkescheide im Griffel nur so weit gut ausgebildet, wie dieser im reifen Zustand aus dem Hypanthium herausragt. In typischer Form mit auffällig großen, zum Teil zusammengesetzten Stärkekörnern reicht sie daher bei *Oenothera* von einer Zone dicht unter dem Narbengrund bis etwa zur Mitte des Griffels, wo auf der Oberfläche der meisten Arten ein dichter Haarfilz den Übergang in das Hypanthium kennzeichnet; im dritten Viertel des Griffels nimmt sie allmählich ab und fehlt im untersten Viertel völlig. Nach reichlicher Bestäubung, z. B. von *Oenothera Hookeri*, beginnt die Scheidenstärke nun immer erst dann abzuschmelzen, wenn die Pollenschlauchspitze über die Zone der typisch ausgebildeten Stärkescheide weit hinausgewachsen ist und bereits das Griffelende erreicht hat; die Scheide kann daher kaum mit zur Ernährung beitragen. Auch in unbestäubten Blüten verschwindet die Stärke, und zwar infolge des verzögerten Abwelkens erst am 2.—3. Tage nach der Blütenöffnung. Augenscheinlich handelt es sich hier um die als Statholithenstärke bezeichnete Stärkeanhäufung, und deren Abbau hängt vermutlich mit dem Aufhören der geotropischen Reizbarkeit zusammen.

B. Zur Förderung des Wachstums.

1. Dichtsaat.

Aus der günstigen Wirkung, die Dichtsaat des Pollens auf dessen Keimung und Schlauchwachstum ausüben kann, haben die betreffenden Autoren auf das Vorhandensein fördernder Stoffe geschlossen, die aus dem Pollen selber diffundieren.

Als erster hat BRINK (S. 422) nachgewiesen, daß schon zu Gruppen von vieren zusammengelegte Pollenkörner von *Cucumis* um 44,5%, solche von *Vinca minor* gar um 88,8% längere Schläuche ausbilden als einzeln liegende Körner. Bei *Oenothera* werden lange und regelmäßig gewachsene Pollenschläuche sowohl bei dichter als auch bei isolierter Lagerung des Pollens ausgebildet.

Weiter hat KUHN (1938, S. 318/19) bei *Matthiola incana* auf nur hauchdünnen Gelatineflächen, wo die fraglichen Stoffe sich in höherer Konzentration anreichern werden als in dicker Kulturschicht, besonders gute Keimung erzielt. Im Gegensatz dazu keimen und wachsen die Pollenschläuche von *Oenothera* gerade gut in der dicken Schichtmitte hoher Agarflächen, wo solche diffundierenden Substanzen am wenigsten wirksam werden könnten.

2. Narbenstoffe.

BRANSCHEIDT (S. 371) konnte nachweisen, daß Substanzen aus der Narbe bei *Pirus malus* und *Vitis vinifera* noch stärker keimungsfördernd wirken als polleneigene Stoffe. Bei *Oenothera* werden durch Zugabe von ganzen, unverletzten Narbenschenkeln zum Agar weder Keimung noch Schlauchwachstum irgendwie merklich gefördert. Es ist danach zu vermuten, daß das Narbensekret auch bei der Keimung des Pollens in der Blüte weniger durch chemische Wirkung als durch Bereitstellung der notwendigen Feuchtigkeit von Bedeutung ist.

3. Wärme und Licht.

Aus Versuchen mit Pollenkulturen bei 7 verschiedenen Temperaturstufen zwischen 12—38° C geht hervor, daß das Optimum für das Wachstum der Pollenschläuche in vitro bei 22—25° C liegt. Eine Steigerung der Schlauchlänge durch Temperaturerhöhung über die bei den Versuchen herrschende Zimmertemperatur von 22—25° C war nicht zu erreichen. Bei 30° C im Thermostaten bleiben die Schläuche trotz ausreichender Wassermenge in den kleinen feuchten Kammern bereits viel kürzer; bei 38 °C ist keine Keimung mehr beobachtet worden.

Unter biologischen Bedingungen in der Blüte angestellte Versuche lassen die erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche in der Wärme ebenfalls deutlich erkennen. Da der Pollen von *Oenothera* auf der bewurzelten Pflanze regelmäßiger auskeimt als auf abgeschnittenen blühenden Zweigen, ist der durchschnittliche stündliche Zuwachs der Schläuche bei den verschiedenen Temperaturen im Freiland am Tag und in der Nacht verglichen worden. Stets wurde der obere Abschnitt der Narbenschenkel mit Pollen belegt, um die Weglänge der Schläuche bei den etwa 1 cm langen Narben möglichst gleich zu gestalten. Gemessen wurde der Abstand von der Narbenkuppe bis zur Spitze des längsten Pollenschlauches und, um den Zuwachs der langsamer nachrückenden Masse der Schläuche bestimmen zu können, die Entfernung bis zu der Höhe, in der hinter den 25—30 voraneilenden Pollenschläuchen deutlich erkennbar eine größere Menge folgte. Die Förderung bei höherer Temperatur wird aus Tabelle 1 ersichtlich, die zugleich die hohe Stundengeschwindigkeit erkennen läßt.

Sehr deutlich prägt sich nach BUCHHOLZ und BLAKESLEE (S. 367) die Temperaturabhängigkeit des Wachstums bei *Datura stramonium* aus, in deren abgeschnittenen Blüten bei 33° C die Pollenschläuche 4,5mal so schnell durch den Griffel vordringen wie bei 11° C.

Auch die jahreszeitlich bedingte Temperaturabnahme gegen Ende der Vegetationszeit ruft eine Verminderung der Wachstumsgeschwindigkeit hervor, so daß sich trotz einer dann eintretenden geringen Griffelverkürzung die Frist zwischen

Tabelle 1. *Durchschnittlicher stündlicher Zuwachs der Pollenschläuche in Millimetern. Mittelwerte aus je 5 Griffeln.*

Dauer des Wachstums	Untersuchte Art	Mitte August			Ende August		
		Längster Schlauch	Masse der Schläuche	Temperatur im Durchschnitt Grad	Längster Schlauch	Masse der Schläuche	Temperatur im Durchschnitt Grad
8—19 Uhr	*Oenothera Hookeri* . .	6,8	5,8	23	6,1	5,5	20
	Oenothera Lamarckiana	6,6	5,7	23	6,3	5,2	20
20— 8 Uhr	*Oenothera Hookeri* . .	4,4	3,4	18	3,6	3,2	15
	Oenothera Lamarckiana	3,9	3,1	18	3,7	2,9	15

Bestäubung und Befruchtung verlängert. Aus der frühzeitigen, in bestimmten Abständen vorgenommenen Durchtrennung der Griffelbasis läßt sich auf Grund des ersten Samenansatzes die Zeit ersehen, in der die schnellsten Pollenschläuche diese Ansatzzone überschritten haben. Eigene Versuche haben zu ähnlichen Ergebnissen geführt wie die von HERIBERT-NILSSON (S. 42/43); bei *Oenothera Lamarckiana* tritt Mitte Juli erste Samenbildung bei Abtrennung nach 16 Std, Mitte August nach 18 Std ein, wobei der Ansatz stets in der Basis des Fruchtknotens beginnt und bei später vorgenommener Griffelabnahme gegen seinen oberen Teil hin fortschreitet. Der Pollen der tetraploiden Sippe zeigt in dem diploiden Leitgewebe von *Oenothera Lamarckiana* nicht nur langsameres Wachstum, sondern auch höhere Empfindlichkeit gegen Wärmeabnahme, da die Fruchtknoten Mitte Juli nach 18 Std, Mitte August erst bei Durchtrennung nach 21—22 Std mit wenigen Samen sitzen bleiben. Bei *Oenothera biennis* tritt erster Ansatz Mitte Juli bereits beim Ablösen der Griffel nach 14 Std, Mitte August nach 16 Std ein. In dem nach unten führenden, inneren Teil des Fruchtknotens wird die im Griffel erreichte Durchschnittsgeschwindigkeit von 3,3 mm in der Stunde bereits merklich verringert; denn erst 5 Std nach Durchtrennung des Griffels sind die ersten Pollenschläuche am Grund des Fruchtknotens und vor den untersten Samenanlagen anzutreffen, was einer stündlichen Durchschnittsgeschwindigkeit von nur noch 1,8 mm entspricht. Zwischen den schräg nach außen und oben führenden Leitzellen tritt mit der gesteigerten mechanischen Hemmung weitere Abnahme der Geschwindigkeit ein; die Befruchtung findet, wie bekannt, erst nach mindestens 36 Std statt.

Normaler Fruchtansatz wird in diesen Versuchen bei *Oenothera biennis* Mitte Juli erst erreicht, wenn die Griffel 20—21 Std nach der Bestäubung und später abgetrennt werden, da die meisten Pollenschläuche, wie aus Tabelle 1 ersichtlich, erst in beträchtlichem Abstand hinter den schnellsten Schläuchen im Fruchtknoten eintreffen.

Im Gegensatz zur fördernden Wirkung der Wärme bleibt das *Licht* ohne Einfluß auf das Pollenschlauchwachstum. Die Beobachtung KÜHLWEINS (S. 250), der keine Unterschiede zwischen Hell- und Dunkelkulturen von *Oenothera biennis* feststellte, konnte in eigenen Versuchen an Pollenkulturen von *Oenothera Hookeri* und *Oenothera Lamarçkiana*, die 6 bzw. 10 Std unter sonst gleichen Außenbedingungen gehalten wurden, in verschiedenartigen Versuchen bestätigt werden.

C. Die Lebensdauer des Pollens.

Für *Oenothera biennis* gibt PFUNDT (1910, S. 12) bei Aufbewahrung des Pollens über konzentrierter Schwefelsäure eine optimale Lebensdauer von 8 Tagen an; die Kultur fand auf Zuckeragar statt. Wird der Pollen im Exsikkator über Calciumchlorid bei 15° C dunkel gelagert, so läßt sich seine Lebensdauer bei *Oenothera biennis* auf etwa 24 Tage verlängern. Der Keimprozentsatz sinkt auf Zuckeragar erst nach 10—13 Tagen Lagerung unter 50%. Die letzte geringe Schlauchbildung wurde bei *Oenothera Hookeri* nach einem 30tägigen Aufenthalt im Exsikkator mit 2% Keimung beobachtet, bei *Oenothera Lamarckiana* sogar noch nach 39 Tagen, allerdings bei nur 1% gekeimten Körnern.

Für die Blütenbiologie bedeutungsvoll und aus derartigen Kulturpräparaten nicht abzulesen ist allerdings die Zeitspanne, in der die Pollenkörner ihre Befruchtungsfähigkeit behalten. Bestäubungsversuche ergaben bei *Oenothera Hookeri* mit mäßigen Mengen des 16 Tage alten Pollens trotz guter Keimung auf der Narbe im Höchstfalle nur 15 Samen in einer Frucht. Infolge der besseren Wachstumsbedingungen im Leitgewebe gegenüber der Agarunterlage erreichten nach 20 Tagen Lagerung noch 15—20 Schläuche die Griffelbasis, von denen bei den 5 Versuchen im Optimum in einem Fruchtknoten noch 3 zur Befruchtung und Samenbildung gelangten. Bei dem 25 Tage alten Pollen blieben die wenigen Pollenschläuche bereits vor der Griffelbasis stecken; nach 30 Tagen, als der Versuch abgebrochen wurde, trieb der Pollen nur noch vereinzelte, kurze Schläuche bis zum Narbengrund.

Selbst als der Pollen von *Oenothera biennis* im August in der reifen, noch geschlossenen Knospe im Freien aufbewahrt und in einer durchlöcherten Pergamenttüte den täglichen Schwankungen der Temperatur und Luftfeuchtigkeit ausgesetzt wurde, hielt er sich 8 Tage keim- und befruchtungsfähig. Nach 7 Tagen keimten auf Zuckeragar noch 20% der gesunden Körner; in der Blüte befruchteten die wenigen, bis zum Fruchtknoten gewachsenen Pollenschläuche vornehmlich die unteren Samenanlagen. Nach 9 Tagen blieb aber bereits jede Keimung auf Zuckeragar und auf der Narbe aus.

D. Die Selbstbestäubung der Blüten mit kurzem Griffel.

Während die Mehrzahl der Onagraceen wie die langgriffligen Arten *Oenothera Hookeri* und *Oenothera Lamarckiana* auf Fremdbestäubung angewiesen sind, findet bei den meisten komplex-heterozygoten Sippen wie *Oenothera biennis*, *silesiaca* und *syrticola* bereits Selbstbestäubung in der geschlossenen Blüte statt; bei *Oenothera Bauri* kommt es unter ungünstigen Wetterverhältnissen sogar zu Kleistogamie (RENNER 1936/37, S. 200ff.). Bei den kurzen bzw. halblangen Griffeln (RENNER, 1917, S. 157) dieser Arten liegen die Antheren in der geschlossenen Blüte den Narbenschenkeln mit ihrem oberen Teil dicht an. Die Reifung der Blüten läuft keineswegs schneller als die der langgriffligen Arten ab, nur die Griffelverkürzung ist Ursache der frühen Bestäubung.

Reichlich einen Tag vor der Blütenöffnung reißen die Antheren auf und belegen die Narbenaußenseite mit dem reifen Pollen. Bereits 3 Tage vor der Knospenöffnung beginnen sich die Narben in noch grünem Zustand mit Schleim zu überziehen, auf dem zu diesem frühen Zeitpunkt nach kurzer Verzögerung reifer Pollen zu keimen und Schläuche

bis weit in den Griffel hinabzusenden vermag. Aber erst $1^1/_2$—1 Tag vor der Blütenreife reichen Menge und Beschaffenheit des Sekrets für fast normale Keimung aus.

Infolge der frühzeitigen Narbenschleimbildung vermag der Pollen in den Sippen mit kurzen Griffeln gleich nach der Antherenöffnung und unter den günstigen Verhältnissen in den feuchtwarmen Knospen gut auszukeimen. Werden im Hochsommer die Blüten 12 Std vor der abendlichen Öffnung abgenommen, so ist die untere, zuerst befruchtete Hälfte des Fruchtknotens bereits bis zu den Mikropylen von Pollenschläuchen durchzogen, während in dem oberen Teil die Plazenten noch fast frei erscheinen. Die Keimung hat demnach, wie Kontrollen bestätigt haben, etwa 20 Std vor der Abnahme der Knospen, d. h. etwa $1^1/_2$ Tage vor der Blütenöffnung, begonnen. Die Stärkescheide in den Griffeln dieser selbstbestäubten Knospe zeigt noch keine Abschmelzung, ein weiterer Beweis dafür, daß diese Stärkemengen für die Ernährung der Pollenschläuche nicht in Anspruch genommen werden.

Diese frühe Selbstbestäubung findet nur im Hochsommer unter günstigsten Außenbedingungen statt. Bis zum Abschluß der Blütezeit etwa Ende September verzögern sich mit absinkender Temperatur Narben- und Antherenreifung allmählich so weit, daß sie mit der Blütenöffnung zusammenfallen und keine Selbstbestäubung in der Knospe mehr möglich ist.

E. Wachstum der Pollenschläuche bei Art- und Gattungskreuzungen.

Werden Narben der langgriffligen Arten, wie *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera Hookeri* mit dem Pollen der kurzgriffligen Sippen belegt, so haben die männlichen Haplonten einen beträchtlich längeren Weg zurückzulegen, als er zur Befruchtung der eigenen Samenanlagen notwendig ist. Die Kreuzung *Oenothera Lamarckiana* × *Oenothera syrticola* zeigt ein besonders eigenartiges Verhalten. Es war aufgefallen (RENNER 1917, S. 133), daß die Fruchtknoten im Gegensatz zu der gewöhnlich beobachteten Befruchtungsfolge im oberen Abschnitt Samen ansetzten, während die untere Hälfte nur unbefruchtete Samenanlagen enthielt.

Die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche von *Oenothera syrticola* ist schon im eigenen Leitgewebe geringer als die der ebenfalls kurzgriffligen *Oenothera biennis* und bleibt weit hinter der von *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera Hookeri* zurück; im Leitgewebe von *Oenothera Lamarckiana* verzögert sich das Vordringen noch etwas mehr, während im *Hookeri*-Griffel die im eigenen Griffel gemessene Geschwindigkeit erreicht wird (Tabelle 2).

Aus diesem Grunde vermögen die Pollenschläuche von *Oenothera syrticola* die ganze Länge des Fruchtknotens von *Oenothera Hookeri* und vor allem von *Oenothera Lamarckiana* nur dann zu durchwachsen

Tabelle 2. *Durchschnittlicher stündlicher Zuwachs der Pollenschläuche in Millimetern. Mittelwerte aus je 5 Griffeln. Zeit: Ende August 8—19 Uhr.*

Art bzw. Kreuzung	Längster Schlauch	Masse der Schläuche	Länge von Griffel und Narbe mm
Oenothera Lamarckiana selbst	6,3	5,2	75
Oenothera Hookeri selbst	6,1	5,5	70
Oenothera biennis selbst	3,3	2,9	47
Oenothera syrticola selbst	3,2	2,5	46
Oenothera Lam. × *syrticola*	2,9	2,2	75
Oenothera Hookeri × *syrticola*	3,2	2,4	70

und auch die unteren Samenanlagen zu befruchten, wenn die Narben einen Tag vor der Blütenöffnung bestäubt werden. Das Wachstum der Schläuche geht dann verhältnismäßig glatt vonstatten, und die Befruchtung verläuft wie üblich in der Reihenfolge von unten nach oben, allerdings mit dem Maximum der Samenbildung in der Mitte des Fruchtknotens. Die Zahl der Samen in 2 Früchten von *Oenothera Lamarckiana* war nach frühzeitiger Bestäubung mit Pollen von *Oenothera syrticola*, in den vier Vierteln von oben nach unten ausgezählt, 42, 78, 67, 61 bzw. 36, 68, 59, 56.

Die Ursache dieser abweichenden Verteilung dürfte weniger in der nur etwas geringeren Länge des Leitweges vorzeitig bestäubter Blüten als in der längeren Frist zu suchen sein, die den Pollenschläuchen bis zum Abwelken der Griffel zur Verfügung steht. Für die Technik der Artkreuzung ist die Erfahrung nützlich.

Wenn gespreizte Narben aus kurz zuvor geöffneten oder $^1/_2$ Tag alten Blüten von *Oenothera Lamarckiana* mit *syrticola*-Pollen bestäubt werden, tritt stets die von Renner beobachtete Befruchtung nur der oberen Samenanlagen ein. Werden solche Fruchtknoten 3 Tage nach der Bestäubung untersucht, wenn die auffällig langsam abwelkenden Griffel sich ablösen, so haben sich die Pollenschläuche unter augenscheinlich starker Hemmung gleich zu den obersten Samenanlagen hingewendet, größtenteils sind sie pendelnd und suchend von einer Seite des Leitgewebes zur anderen und streckenweise sogar rückwärts gewachsen (Abb. 19a u. b); nur wenige sind in glattem Wachstum bis zur Mitte des Fruchtknotens gelangt und dort fast ohne Verzweigung zu den Samenanlagen eingebogen. Das auffallend gestörte und ungerichtete Vordringen sowie Anomalien in der Nähe der Mikropyle, z. B. Umherkriechen der Pollenschläuche auf den Samenanlagen (Abb. 19b) und haustorienartige Verzweigungen (Abb. 19c), gehen wohl zum großen Teil auf physiologische Störungen durch Überreife zurück; denn in den abwelkenden Griffeln treten diese abnormen Wuchsformen noch stärker hervor

(Abb. 20a), vor allem, wenn die Schläuche in *Lamarckiana*- und *Hookeri*-Blüten wachsen, die erst $1^1/_2$—2 Tage nach ihrer Öffnung mit *syrticola*-Pollen bestäubt worden sind. Dort können die Schläuche nur noch eben über die Durchtrennungszone an der Griffelbasis hinweggelangen. Doch werden die im Fruchtknoten von *Oenothera Hookeri* und *Oenothera suaveolens* weit geringeren, nur bei *Oenothera Lamarckiana* so auffälligen Störungen der *syrticola*-Haplonten nicht nur durch die Disharmonie mit dem artfremden Diplonten verursacht, da ein Teil der

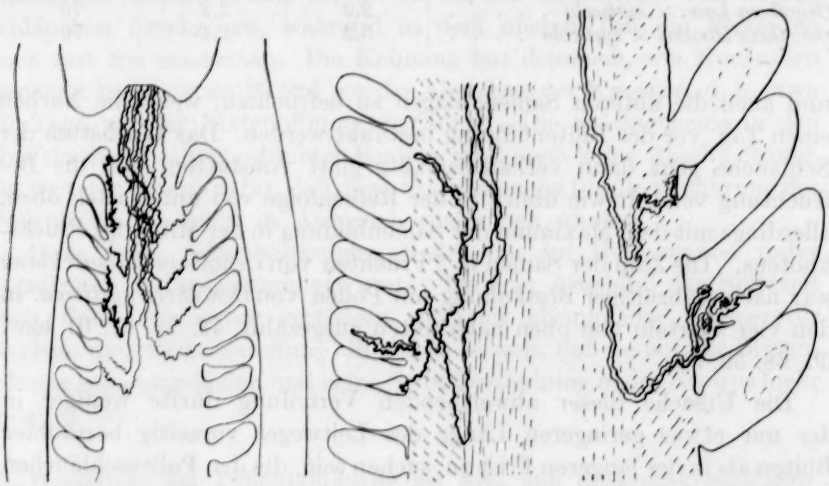


Abb. 19a—c. *Oenothera Lamarckiana* × *syrticola*, Längsschnitte. a Oberer Teil des Fruchtknotens mit stark gehemmten Pollenschläuchen. Vergr. 17/1. b Mitte des Fruchtknotens mit umherirrenden Pollenschläuchen. Vergr. 22/1. c Haustorienartige Verzweigungen des Pollenschlauches vor und in der Mikropyle. Vergr. 40/1.

Pollenschläuche im unteren, zu der Zeit kaum gealterten Abschnitt des eigenen Griffels ebenfalls oft schräg und pendelnd abwärts wächst.

Weniger als der Pollen von *Oenothera syrticola* werden die etwas schneller wachsenden Schläuche von *Oenothera biennis*, *Oenothera parviflora* und anderen kurzgriffligen Arten in reifen Blüten von *Oenothera Lamarckiana* gehemmt und vermögen weit besser über ihre normale Länge hinauszuwachsen. Die Grenzen der weiteren Verlängerung des Wachstums sowie der Lebensdauer lassen sich in den 15—17 cm langen Griffeln von *Megapterium (Oenothera) missouriense* feststellen. Die eigenen Schläuche der Art durchwachsen den langen Leitweg in 3,5 bis 4 Tagen, und im Zusammenhang damit bleiben die Blüten mehrere Tage lang frisch. Der Pollen von *Oenothera syrticola* keimt auf *Megapterium* ziemlich gut, und zahlreiche Schläuche dringen bis zu 8—9 cm weit abwärts, also ungefähr so weit wie zur Basis des Fruchtknotens von *Oenothera Lamarckiana*; die längsten Schläuche sind nach 4 Tagen

bei 10,1 und 10,8 cm angetroffen worden, wo sie nach pendelndem Schrägwachsen auf dem letzten Teil der Strecke unter geringfügigem Anschwellen ihrer Spitze steckengeblieben waren.

Wie die männlichen Haplonten von *Oenothera syrticola* werden auch die von *Oenothera biennis* und *Oenothera suaveolens* im Höchstfall ebenfalls etwa doppelt so lang wie im eigenen Leitgewebe, während die raschwüchsigen Schläuche von *Oenothera Lamarckiana*, die unter den Arten von *Oenothera-Onagra* mit den längsten Griffeln ausgestattet ist,

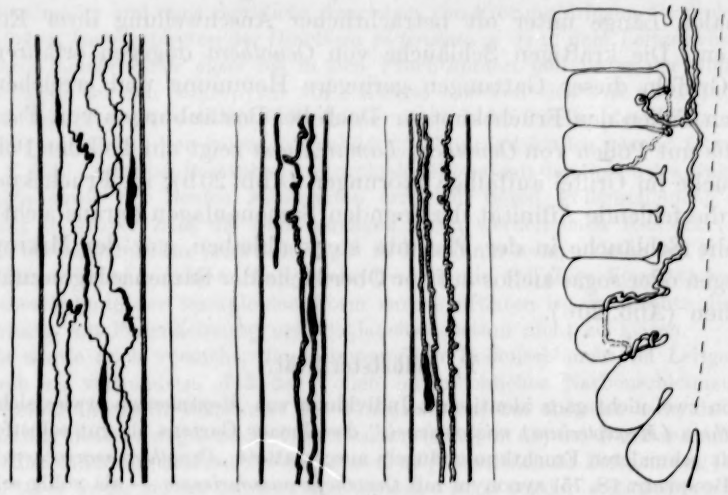


Abb. 20a—c. a *Oenothera Lamarckiana* × *syrticola*, Pollenschläuche im Griffel. Vergr. 26/1. b u. c *Fuchsia gracilis* × *Oenothera Lamarckiana*. Längsschnitte; b Mitte des Griffels, Pollenschläuche zum Teil gehemmt. Vergr. 50/1; c unterer Teil des Fruchtknotens, auf den Samenanlagen umherkriechende Pollenschläuche. Vergr. 50/1.

im Optimum nur die halbe Länge ihres eigenen Leitweges zusätzlich durchwachsen.

Außer dieser Aussaat auf Narben von überlangen Griffeln ist noch ein von Jost angegebenes Verfahren angewandt worden, um die optimale Verlängerung der Pollenschläuche im Leitgewebe der eigenen Art festzustellen. Jost fand (S. 107), daß in 3 aneinandergefügten Griffeln von *Hippeastrum aulicum* und *Lilium martagon* die Schläuche nicht unbegrenzt weiterwachsen konnten, sondern im Höchstfall nur bis zum Ende des zweiten Griffels vorzudringen vermochten. In aneinandergefügten, mit Zuckeragar an der Schnittfläche verbundenen Griffeln von *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera biennis* treten die Schläuche höchstens zu 10% in den zweiten Griffel ein, die meisten brechen seitlich in den Agar aus oder platzen vor dem augenscheinlich schlecht wegsamen Eingang zum Leitgewebe. Die wenigen übergetretenen Haplonten sind bei *Oenothera Lamarckiana* im Höchstfall bis zur Mitte des

zweiten Griffels, bei *Oenothera biennis* nur ein geringes Stück weiter vorgedrungen.

Wachstumsstörungen wie die bei *Oenothera syrticola* geschilderten sind ebenfalls bei einer Anzahl von Gattungskreuzungen beobachtet worden. Die Pollenkörner der weniger langgriffligen Arten von *Eu-Oenothera*, *Kneiffia*, *Hartmannia*, *Fuchsia* und *Epilobium* vermögen auf den Narben von *Oenothera Lamarckiana* und *Oenothera biennis* gut zu keimen, die Schläuche bleiben jedoch gewöhnlich weit vor ihrer normalen Länge unter oft beträchtlicher Anschwellung ihrer Enden stecken. Die kräftigen Schläuche von *Oenothera* dagegen erfahren in den Griffeln dieser Gattungen geringere Hemmung und erreichen in einigen Fällen den Fruchtknoten. Doch bei Bestäubungen von *Fuchsia gracilis* mit Pollen von *Oenothera Lamarckiana* zeigt ein Teil der Pollenschläuche im Griffel auffällige Störungen (Abb. 20b); im Fruchtknoten wird die fehlende Affinität der fremden Samenanlagen daraus sichtbar, daß die Schläuche in der Plazenta steckenbleiben, vor der Mikropyle abbiegen oder sogar ziellos auf der Oberfläche der Samenanlagen umherkriechen (Abb. 20c).

F. Selbststerilität.

Von zwei nicht ganz identischen Individuen von *Megapterium* erwies sich die „*Oenothera (Megapterium) missouriensis*" des Jenaer Gartens als gut selbstfertil, die mit schmaleren Fruchtknotenflügeln ausgestattete „*Oenothera macrocarpa*" — nach BONSTEDT (S. 75) synonym mit *Oenothera missouriensis* — als völlig selbststeril. In der eigenen Blüte erreichten die Pollenschläuche der selbststerilen Pflanze niemals den Fruchtknoten und blieben ohne sichtliche Hemmung meistens schon in der oberen Hälfte des Griffels stecken, während der *macrocarpa*-Pollen in den Blüten von *Oenothera missouriensis* Befruchtung und Ausbildung keimfähiger Samen bewirkte. Auch setzte *Oenothera macrocarpa* nach Bestäubung mit *missouriensis*-Pollen normal Samen an. Die Selbststerilität beruht also auf frühzeitiger Hemmung der Pollenschläuche im eigenen Griffel, wie bei der nach EMERSON streng selbststerilen *Oenothera organensis*, einer Art, die zwischen *Oenothera-Onagra* und *Eu-Oenothera* steht (vgl. RENNER 1936/37, S. 183).

Überraschenderweise tritt strenge Selbststerilität auch bei der tetraploiden Form des Bastards *Oenothera (atrovirens* × *biennis) pictirubata* auf, der im diploiden Zustand sehr gut selbstfertil ist. Die Entstehung dieser *Gigas*-Form durch somatische Genomverdoppelung und ihr züchterisches Verhalten bei Selbstungen und Kreuzungen ist ausführlich von RENNER (1939, S. 219ff.) beschrieben worden. Die unbedingte Selbststerilität habe ich in 57 Selbstungen, auch nach Bestäubung mit Pollen von Nachbarblüten, Antheren aus anderen Pflanzen und von verschiedenen Generationen sowie bei vorzeitiger Bestäubung immer wieder bestätigt gefunden. In allen Fällen vermochten die stets nur in verhältnismäßig geringer Anzahl gebildeten Pollenschläuche niemals die zur Befruchtung notwendige Länge zu erreichen und blieben unter Auftreibung der Spitze oft bereits im oberen Drittel des Griffels stecken. Nur in zwei Ausnahmefällen war je ein Schlauch bis in den Fruchtknoten vorgedrungen, aber vor dem Plazentarand umgekehrt und bald darauf angeschwollen, ohne eine Mikropyle aufzusuchen.

Weit geringere, aber noch sichtliche Hemmung erfahren die diploiden *pictirubata*-Schläuche in dem Leitgewebe ihrer diploiden Art; sie bleiben dort zwar nicht so häufig stecken, keimen und wachsen aber schlecht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei dieser Hemmung osmotische Unterschiede eine gewisse Rolle spielen, denn während der Pollen der diploiden Formen neben 0,2 GM NaCl ungestört keimt, treiben die Körner der tetraploiden Form auf Narbenschleim neben 0,2 GM nur sehr kurze und stark verschlungene oder verzweigte Schläuche, oft auch mehrere aus einem Korn, bei den Onagraceen bekannte Zeichen einer zu schlechten Wasserversorgung (vgl. RENNER 1919b, S. 334ff.; v. WALDERDORFF, S. 93). Dagegen wachsen die Pollenschläuche gleichmäßiger neben 0,1 GM NaCl im Kulturpräparat.

Regelmäßig und ohne merkliche Anzeichen von Störung dringen die diploiden männlichen Gametophyten der *Oenothera pictirubata gigas* in dem Leitgewebe von *Oenothera Lamarckiana gigas* bis in den Fruchtknoten und unter der üblichen Verzweigung zu den Mikropylen vor. Ebenso erweisen sich mit allen anderen tetraploiden Sippen sowohl die Pollenkörner als auch die Eizellen des selbststerilen Bastards auf Grund der guten Samenbildung als grundsätzlich gesund (RENNER 1939, S. 225). Auch bei Bestäubung tetraploider Blüten mit den Pollen des diploiden Bastards sowie der beiden Elternarten erreichen deren Pollenschläuche ohne Stauung in großer Zahl die Samenanlagen, doch werden nach RENNER (1939, S. 225) bei der Kreuzung *pictirubata gigas* × diploid nur wenige kleine und schlecht keimfähige Samen gebildet. Auf welche Ursache die auffällige Sterilität bei der Selbstbestäubung der tetraploiden Form zurückzuführen ist, vermochte die Beobachtung von Pollenkeimung und Schlauchwachstum nicht zu klären.

Es wurde noch versucht, die Hemmung der Pollenschläuche im Leitgewebe dadurch zu vermindern, daß der Pollen mit reichlicher Narbenschleimzugabe unmittelbar in einem Einschnitt des Fruchtknotens zur Aussaat kam, da diese Abkürzung des Leitweges nach STRASBURGER (1886, S. 68) bei *Nicotiana tabacum* zur Schlauchbildung und bei *Torenia Fournieri* gelegentlich zu Befruchtung führen kann. Aber weder bei der selbstfertilen diploiden noch bei der selbststerilen tetraploiden Form führt diese Versuchsanordnung weiter als bis zum Ankeimen der Pollenkörner; ebenso ist die Aussaat auf der Schnittfläche stark verkürzter Griffel erfolglos, da die wenigen gebildeten Pollenschläuche auch hier nach kurzem Wachstum steckenbleiben.

G. Chemotropismus.

Auf dem eindeutig vorgeschriebenen Weg durch den *Griffel* wird die Richtung der Pollenschläuche anscheinend nicht durch Chemotropismus beeinflußt, denn wie es von mehreren Angiospermen, z. B. von *Hippeastrum* und *Lilium* durch die Experimente JOSTS (S. 107) bekannt ist, vermögen ebenfalls die Schläuche von *Oenothera biennis* und *Oenothera Lamarckiana* den Griffel in Richtung von der Basis zur Narbe hin zu durchwachsen. Fügt man zwei narbentragende, gekürzte Griffel mit der Schnittfläche aneinander, so sieht man die Pollenschläuche nach bestimmter Zeit aus dem Narbengewebe des zweiten, in umgekehrter Richtung durchwachsenen Griffels hervorwachsen, auf den Papillen entlang kriechen und, wenn die Narben statt in Agar in feuchter Kammer gelagert sind, wieder in das Leitgewebe der Narbe zurückbiegen.

Im *Fruchtknoten* einiger Pflanzen, wie z. B. bei *Scilla patula* (MIYOSHI 1894b, S. 77) läßt sich eine ausgesprochene chemische Lenkung der Pollenschläuche zu den Samenanlagen daraus erschließen, daß die Schläuche im künstlichen Medium auf isolierte Samenanlagen zuwachsen. Bei *Oenothera* ziehen die Pollenschläuche, selbst wenn sie zuvor einen Griffel durchwachsen haben und mit unverminderter Geschwindigkeit und Wuchskraft an der Schnittfläche in einer feuchten Kammer

auf eine Agarschicht oder auf Narbenschleim austreten, bei Auftreffen auf isolierte Samenanlagen an diesen vorbei oder darüber hinweg, auch wenn sie dicht an der Mikropyle vorbeikommen. In gleicher Weise indifferent verhalten sie sich gegen reife Narbenschenkel, gegen Schnitte durch den Griffel und den Fruchtknoten sowie gegen isolierte Plazentastücke.

Völliges Fehlen einer chemotropischen Anziehung ist damit aber noch nicht erwiesen. Im Gewebe ist die Lenkung des Pollenschlauches zu dem winzigen Feld der Mikropyle, bei dem Fehlen eines mechanisch durch die Oberflächenmodellierung vorgezeichneten Weges, ohne Reizbarkeit kaum vorstellbar. GEERTS (S. 177) schließt schon daraus, daß in den sterilen Samenanlagen von *Oenothera Lamarckiana* niemals Schläuche anzutreffen sind, auf eine Anlockung durch die normalen, funktionsfähigen Embryosäcke. Auch selektive Befruchtung, wie SCHWEMMLE sie bei gewissen Eu-Oenotheren findet, ist ohne chemotropische Reizbarkeit nicht denkbar. In unseren Experimenten könnte etwa durch rasche Diffusion der fraglichen Stoffe deren richtender Einfluß aufgehoben sein; auch sei in diesem Zusammenhang noch einmal auf die Bedeutung der Schichtdicke für die Wirkung polleneigener Substanzen nach KUHN hingewiesen (vgl. oben S. 417).

Von verschiedenen Onagraceen, darunter von *Oenothera biennis*, ist chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche mit Sicherheit festgestellt worden, indem den Schläuchen an Stelle der Samenanlagen ein künstliches, aber einige wesentliche Bedingungen wohl doch nachahmendes Modell dargeboten wurde: MIYOSHI (1894a, S. 25) injizierte Blätter von *Tradescantia* mit verschiedenen Lösungen, säte Pollen darauf und fand von den Spaltöffnungen ausgehende starke Anziehung auf die Pollenschläuche von *Oenothera biennis* durch Traubenzucker, Rohrzucker nnd Dextrin, schwache durch Milch- und Fruchtzucker, gar keine Anlockung dagegen durch Eiweißstoffe und Aminosäuren. Vielleicht spielt neben der mechanischen Wirkung der Gewebegestaltung ein gewisses Konzentrationsgefälle eine Rolle bei der Lenkung der Schläuche zu den Samenanlagen, nicht allein in der Fruchtknotenhöhle, sondern auch in den Membranen des Leitgewebes im äußeren Teil der Plazenta.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

Die Entwicklung des Pollens verläuft bei allen Onagraceen bis zur Mitose einheitlich, die Plastiden bilden nur rundliche Stärkekörner aus. Nach der Bildung der generativen Zelle beginnt die Ausprägung der typischen Stärkeformen und bei *Oenothera* die Differenzierung der aktiven und inaktiven Mikrosporen sichtbar zu werden, wobei in den später keimfähigen aktiven Körnern Plasmafüllung und Stärkebildung schneller vonstatten gehen als in den nicht keimfähigen inaktiven.

Die Plastiden bleiben während der gesamten Pollenentwicklung außerordentlich klein, etwa 0,2—0,3 μ im Durchschnitt. Auch an großen Stärkekörnern sind sie nur als kleine Käppchen zu erkennen.

Die generative Zelle und später die aus ihr hervorgehenden beiden Spermazellen enthalten in ihrem Plasma eine große Zahl stärkefreier Plastiden (etwa 50—100), die sich mit der Annäherung der Pollenschlauchspitze an den Embryosack wie die Plastiden des vegetativen Schlauchplasmas bis zur Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit verkleinern. Ein Übertritt von Plastiden ins Ei war weder bei *Oenothera*

noch bei *Epilobium* cytologisch nachweisbar. Stärkekörner aus dem Pollenschlauchplasma werden sicher nicht ins Ei eingeführt, anders als KIYOHARA gesehen haben will.

Das Leitgewebe im Fruchtknoten der Onagraceen wird im unteren Abschnitt durch einen zentralen, parenchymatischen Gewebezapfen des Achsenbechers in 4 Einzelstränge zerlegt, im oberen Abschnitt sind je nach dem Grad der medianen Verwachsung der Fruchtblattränder ein mehr oder weniger einheitlich wirkender Zentralleitkörper oder bei den Eu-Oenotheren und *Epilobium*, wie im unteren Teil, 4 isolierte Einzelstränge vorhanden.

Entwicklungsgeschichtlich geht das Leitgewebe in der Narbe aus der Epidermis und der subepidermalen Schicht durch perikline Teilungen hervor, im Fruchtknoten ganz aus der Epidermis. Die radiale Anordnung der Zellen bleibt bis kurz vor der völligen Auflockerung sichtbar.

Die Verteilung der Pollenschläuche auf die zahlreichen Samenanlagen kommt auf verschiedene Weise zustande. Meistens halten sich die ersten Schläuche in den äußersten Teilen des Leitgewebes und befruchten die obersten Samenanlagen; die Befruchtung schreitet dann von oben nach unten fort. Bei *Onagra*, *Megapterium* und *Godetia* bewegen sich die raschesten Pollenschläuche in der Mitte des einheitlichen Leitstranges und eilen auch in den unteren getrennten Strängen bis in den Grund des Fruchtknotens, so daß die untersten Samenanlagen zuerst befruchtet werden. Abgesehen von der alleruntersten Zone werden die Pollenschäuche durch die Anordnung der Leitzellen aus dem Längsweg unter schroffer Umbiegung schräg nach oben zu den Samenanlagen geführt, und die Auffüllung des Fruchtknotens mit Zygoten schreitet von unten nach oben fort.

Bei *Oenothera* erfolgt die Lenkung der Pollenschläuche im Leitgewebe ebenso wie die Art der Verteilung auf die Samenanlagen weitgehend mechanisch; chemotropische Anlockung der Schläuche auf künstlichem Medium durch Narbe, Griffel, Fruchtknotenschnitte war nicht festzustellen, aber unerwarteterweise auch nicht durch isolierte Samenanlagen.

In artfremden Gynäceen erleiden die Pollenschläuche mitunter Wachstumsstörungen, die die Bastardbefruchtung verzögern und erschweren.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Friedrich-Schiller-Universität in Jena ausgeführt. Herrn Professor RENNER bin ich für die stete Anteilnahme an der Arbeit zu großem Dank verpflichtet.

Literatur.

BARCIANU, D. P.: Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Onagraceen. Diss. Leipzig 1874. — BEER, R.: On the development of the pollen grain und anther of some *Onagraceae*. Beih. Bot. Cbl. **19**, 286 (1906). — BEHRENS, W. J.: Unter-

suchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Diss. Göttingen 1875. — VOM BERG, HENNI: Beiträge zur Kenntnis der Pollenphysiologie. Planta (Berl.) **9**, 105 (1930). — BOBILIOFF-PREISSER, W.: Zur Physiologie des Pollens. Beih. Bot. Cbl. **34**, 459 (1917). — BONSTEDT, C.: Pareys Blumengärtnerei. Berlin 1931/32. — BRANSCHEIDT, P.: Zur Physiologie der Pollenkeimung und ihrer experimentellen Beeinflussung. Planta (Berl.) **11**, 368 (1930). — BRINK, R. A.: The physiology of pollen. Amer. J. Bot. **11**, 218, 283, 351, 417 (1924). — BUCHHOLZ, J. T., and A. F. BLAKESLEE: Pollen tube growth at various temperatures. Amer. J. Bot. **14**, 358 (1927). — CAPUS, M. G.: Anatomie du tissu conducteur. Ann. Sci. nat. Bot., VI. s. **7**, 209 (1878). — CORRENS, C.: Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibl. Bot. **53** (1901). Ges. Abh. 65. — Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Bot. Ztg **60**, 65 (1902). Ges. Abh. 300. — Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **50**, 1175 (1918). Ges. Abh. 925. — Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzgsber. Preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **18**, 330 (1921). Ges. Abh. 1109. — DALMER, M.: Über die Leitung der Pollenschläuche bei Angiospermen. Jena. Z. Naturwiss. **14**, 530 (1880). — DANGEARD, P.: Recherches de biologie cellulaire. Évolution du système vacuolaire chez les végétaux. Le Botaniste **15**, 1 (1923). — Les caractères du vacuome dans les grains de pollen et dans les tubes polliniques. Le Botaniste **26**, 235 (1934). — DRAWERT, H.: Untersuchungen über die p_H-Abhängigkeit der Plastidenfärbung mit Säurefuchsin und Toluidinblau in fixierten pflanzlichen Geweben. Flora (Jena) **131**, 341 (1936/37). — EMERSON, ST.: Linkage relationship of two gametophytic characters in *Oenothera organensis*. Genetics **26**, 469 (1941). — ERNST, A., u. CH. BERNARD: Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* ENGL. und *Burmannia Championii* THW. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **25**, 161 (1912). — FINN, W. W.: Männliche Gameten bei Angiospermen. C. r. Acad. Sci. URSS., N. s. **30**, 456 (1941). — Ref. Ber. Biol. **58**, 116 (1942). FISCHER, H.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Diss. Breslau 1890. — FITTING, H.: Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Ztg **58**, 107 (1900). — GATES, R. R.: Pollen formation in *Oenothera gigas*. Ann. Bot. **25**, 909 (1911). — GEERTS, J. M.: Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 93 (1909). — GEITLER, L.: Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta (Berl.) **24**, 361 (1935). — Zur Morphologie der Pollenkörner von *Clarkia elegans*. Planta (Berl.) **27**, 426 (1937). — Über die Struktur des generativen Kerns im zweikernigen Angiospermenpollen. Planta (Berl.) **32**, 187 (1941). — GOEBEL, K.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In SCHENKS Handbuch der Botanik, Bd. III, S. 325. 1884. — GREEN, J. R.: Germination of pollen-grain and nutrition of pollen-tube. Ann. of Bot. 8, 225 (1894). — GUILLIERMOND, A.: Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*. C. r. Acad. Sci. Paris **170**, 1003 (1920). — GUILLIERMOND, A., G. MANGENOT et L. PLANTEFOL: Traité de Cytologie Végétale. Paris 1933. — HÅKANSSON, A.: Beiträge zur Cytologie eines *Epilobium*-Bastardes. Bot. Notiser Lund **1924**, 269. — HEITZ, E., u. F. RESENDE: Zur Methodik der Pollenkorn- und Pollenschlauchuntersuchung. Bol. Soc. Broter. **11**, 5 (1936). — HERIBERT-NILSSON, H.: Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas (Lund) **1**, 41 (1920). — HIORTH, G.: Zur Kenntnis der Homozygoteneliminierung und der

Pollenschlauchkonkurrenz bei *Oenothera*. Z. Abstammgslehre **43**, 171 (1927). — HOFMEISTER, W.: Untersuchungen des Vorganges bei der Befruchtung der Oenotheren. Bot. Ztg **5**, 785 (1847). — ISHIKAWA, M.: Studies on the embryosac and fertilization in *Oenothera*. Ann. of Bot. **32**, 279 (1918). — JOHANSEN, D. A.: Studies on the morphology of *Onagraceae*. I. The megagametophyte of *Hartmannia tetraptera*. Bull. Torrey Bot. Club **56**, 285 (1929a). — A proposed phylogeny of the *Onagraceae* based primarily on number of chromosomes. Proc. nat. Acad. Sci. **15**, 882 (1929b). — JOST, L.: Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg **65**, 77 (1907). — KAUSSMANN, B.: Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. Bot. Archiv **42**, 503 (1941). — KIYOHARA, K.: Zur SCHIMPER-MEYERschen Theorie der Vermehrung der Chloroplasten. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo **4**, 399 (1935). — KRUMBHOLZ, G.: Untersuchungen über die Scheckung der *Oenothera*-Bastarde, insbesondere über die Möglichkeit der Entstehung von Periklinalchimären. Jena. Z. Naturwiss. **62**, 187 (1925). — KÜHLWEIN, H.: Pollenphysiologische Studien zum Stärkeproblem. Bot. Archiv **39**, 245 (1939). — KUHN, E.: Befruchtungsphysiologische Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*. Z. Abstammgslehre **72**, 387 (1937). — Zur Physiologie der Pollenkeimung bei *Matthiola*. Planta (Berl.) **27**, 304 (1938). — LEHMANN, E.: Die Theorien der *Oenothera*-Forschung. Jena 1922. — LEINFELLNER, W.: Das epidermale Randwachstum der Fruchtblätter. Bot. Archiv **40**, 507 (1940). — LOUI, JUTTA v.: Fluoreszenzmikroskopische und zytologische Untersuchungen über die Frage der Individualität der Plastiden. Planta (Berl.) **12**, 191 (1931). — MANGENOT, G.: Sur les oosphères, les tubes polliniques et la fécondation chez le pin maritime (= *Pinus pinaster*). C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 364 (1938). — MANGIN, C.: Recherches sur le pollen. Bull. Soc. bot. France **33**, 337, 512 (1886). — MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. III. Zur Frage der Übertragung von Pollenschlauchplasma in die Eizelle und ihre Bedeutung für die Plasmavererbung. Planta (Berl.) **23**, 486 (1935). — Prinzipielles und Problematisches zur Plasmavererbung. Vortrag 1944; Biol. Zbl. **68**, 173 (1949). — MIYOSHI, M.: Über Chemotropismus der Pilze. Bot. Ztg **52**, 1 (1894a). — Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora (Jena) **78**, 76 (1894b). — MODILEWSKI, J.: Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **27**, 287 (1909). — MOLISCH, H.: Zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **102**, 423 (1893). — MUNZ, PH. A.: Studies in *Onagraceae*. IX. The subgenus *Raimannia*. Amer. J. Bot. **22**, 645 (1935). — NOACK, K. L.: Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Z. Bot. **13**, 1 (1921). — PFUNDT, M.: Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. Jb. Bot. **47**, 1 (1910). — RAIMANN, R.: *Onagraceae*. In ENGLER und PRANTL, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. III/8, S. 208. Leipzig 1898. — RENNER, O.: Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora (Jena) **107**, 115 (1915). — Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. Z. Abstammgslehre **18**, 121 (1917). — Über Sichtbarwerden der MENDELschen Spaltung im Pollen von *Oenothera*-Bastarden. Ber. dtsch. bot. Ges. **37**, 129 (1919a). — Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Z. Bot. **11**, 305 (1919b). — Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Sächs. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl. **86**, 241 (1934). — Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) **130**, 218 (1935/36a). — Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum*. Flora (Jena) **130**, 454 (1935/36b). — Wilde Oenotheren

in Norddeutschland. Flora (Jena) **131**, 182 (1936/37). — Kurze Mitteilungen über *Oenothera*. III. Über *gigas*- und *hemigigas*-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des *cruciata*-Merkmals. Flora (Jena) **133**, 215 (1939). — Renner, O., u. R. E. Cleland: Zur Genetik und Cytologie der *Oenothera chicaginensis* und ihrer Abkömmlinge. Z. Abstammgslehre **66**, 275 (1933). — Renner, O., u. Gudrun Preuss-Herzog: Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Oenotheren. Flora (Jena) **136**, 215 (1942/43). — Renner, O., u. Martha Voss: Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von *Prunus*, *Pelargonium*, *Veronica*, *Dracaena*. Flora (Jena) **135**, 356 (1941/42). — Ruhland, W., u. K. Wetzel: Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 3 (1924). — Schaefer, B.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Plazenten. Flora (Jena) **73**, 62 (1890). — Schleiden, M. J.: Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2. Aufl. Leipzig 1845. 4. Aufl. Leipzig 1861. — Schnarf, K.: Variation im Bau des Pollenkorns der Angiospermen. Tab. Bot. **17**, 79 (1939). — Ref. Ber. Biol. **61**, 8 (1943). Strasburger, E.: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878. — Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882. — Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. Jena 1888. — Histologische Beiträge. II. Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889. — Suita, N.: Studies on the male gametophyte in Angiosperms. IV. Behaviour of the "droplets-sheath" in the pollen tube. Cytologia 8, 532 (1937). — Täckholm, G.: Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Sv. bot. Tidskr. **9**, 294 (1915). — Tischler, G.: Pollenbiologische Studien. Z. Bot. **9**, 417 (1917). — Allgemeine Pflanzenkaryologie. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 2, 1. Abt., Teil 1. Berlin 1922. — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 2. Berlin 1939. — Tschistiakoff, J.: Beiträge zur Theorie der Pflanzenzelle. II. Serie: Entwicklung des Pollens. 1. Aufsatz: Über die Entwicklungsgeschichte des Pollens bei *Epilobium angustifolium*. Jb. Bot. **10**, 7 (1876). — Walderdorff, Maria Gräfin v.: Über Kulturen von Pollenschläuchen und Pilzmyzelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot. Archiv **6**, 84 (1924). — Weidner-Rauh, Erna: Untersuchungen über die partielle Sterilität der Oenotheren. Das Pulver bei Eu-Oenotheren. Z. Abstammungsl. **76**, 422 (1939). — Weinland, Helene: Das Wachstum der Hypanthien bei den Oenotheren. Z. Bot. **36**, 401 (1940/41). — Werner, Elisabeth: Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Beih. Bot. Cbl. **32**, 1 (1915). — Wulff, H. D.: Beiträge zur Kenntnis des männlichen Gametophyten der Angiospermen. Planta (Berl.) **21**, 12 (1933).

Dr. A.-L. Kaienburg, Gelsenkirchen-Buer, Frlestr. 79/I.

Planta, Bd. 38, S. 431—473 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

ZELL- UND STOFFWECHSELPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DER WURZEL VON LEMNA MINOR L. UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG VON KALIUM- UND KALZIUMMANGEL*.

Von

ANDRÉ PIRSON und FRANZ SEIDEL.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. Februar 1950.)

I. Einleitung.

Unsere Vorstellungen von der physiologischen Funktion derjenigen Elemente, die nicht als fixe Komponenten in die lebende Substanz eingebaut werden, sondern in Form ihrer Ionen zu den Plasmabestandteilen in eine stöchiometrisch nicht faßbare Beziehung treten, sind weitgehend von Erfahrungen an Modellkolloiden bestimmt. Es gilt dies vor allem für die Kationen des Kaliums und Kalziums, denen man gewöhnlich die Aufgabe zuschreibt, in antagonistischem Sinne einen für sämtliche Zellfunktionen optimalen Zustand der Plasmakolloide sicherzustellen. Für eine solche Allgemeinfunktion von Ionen sprechen auch eine Reihe unmittelbar protoplasmatischer Beobachtungen. Für Pflanzenzellen führt man oft die Untersuchungen von CHOLODNY und SANKEWITSCH an und bedient sich dabei gern der eindrucksvollen Darstellungen von antagonistischen Wirkungen der Kalium- und Kalzium-Ionen auf die Plasmolyseform. Im neueren Schrifttum findet man Ionenwirkungen ähnlicher Art von TAKAMINE (1940) beschrieben, und besonders augenfällige antagonistische Effekte der Kalium- und Kalziumionen hat HÖFLER bei seinen Studien zur Kappenplasmolyse aufgezeigt. Derartige Beobachtungen haben dazu Anlaß gegeben, daß oftmals protoplasmatische Größen, etwa Quellungszustand, Hydratationsgrad oder Permeabilität, wie man sie mit den konventionellen Methoden der Zellphysiologie zu fassen sucht, bei auftretenden Änderungen im Zellgeschehen als die Primärfaktoren und etwa nachweisbare Ionenwirkungen außerhalb dieses methodisch bestimmten Bereiches als Sekundärerscheinungen angesehen werden, die sich zwangsläufig an die allgemein plasmatischen Effekte anschließen. So werden etwa Reaktionen des Stoffwechsels auf eine veränderte Ionenbilanz als unspezifische Folgeglieder in eine von den genannten plasmatischen

* Im Auszug vorgetragen auf der Botanikertagung Kassel 1949.

Primärvorgängen ausgehende Kausalkette eingeordnet (vgl. z. B. Schmalfuss 1948, S. 157).

Erfahrungen, die wir bei der Untersuchung von Ionenwirkungen auf Photosynthese und Atmung von einzelligen Algen gesammelt haben (Pirson 1937, 1939), veranlaßten uns, die Grundlagen näher zu prüfen, die für die erwähnte kausalanalytische Bewertung protoplasmatischer und stoffwechselphysiologischer Ionenwirkungen gegeben sind. Dabei erschien uns der Umstand wichtig, daß die protoplasmatischen Erfahrungen mit Ioneneffekten sich meist auf Versuche beziehen, bei denen normale Zellen mit mehr oder weniger vollständiger Ionengarnitur einer zusätzlichen, oft sogar hypertonischen Salzgabe ausgesetzt waren. Entsprechende Experimente an Mangelzellen, wie wir sie z. B. für Stoffwechselmessungen verwendeten, sind spärlicher (Kalchhofer, Schmidt, Diwald und Stocker) und ihre Ergebnisse nicht gerade von befriedigender Eindeutigkeit, obwohl sie zum Teil im gleichen Sinne gedeutet worden sind, wie die vorher bekannten Wirkungen eines entsprechenden Ionenüberschusses. Für tierische Zellen liegen präzisere Angaben über die Wirkungen eines kurzfristig erzeugten Ionendefizits vor (Grossfeld), die freilich bei der andersartigen Zellorganisation nicht leichthin verallgemeinert werden können.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, an einem geeignet erscheinenden Einzelobjekt, der Wurzel von *Lemna minor L.*, zum Zwecke einer verfeinerten Analyse von Ionenwirkungen eine Reihe von physiologischen Größen unter Normal- und Mangelbedingungen vergleichend und weitestmöglich simultan zu verfolgen. Wir beschränkten uns dabei zunächst auf Kalium- und Kalziummangel. Die beobachteten Größen sind: Plasmolysezeit, Harnstoffpermeabilität, osmotischer Wert, Wachstumsgeschwindigkeit und respiratorischer Sauerstoffverbrauch. Einleitend werden die Erfahrungen erweitert, die bisher hinsichtlich der Abhängigkeit dieser Größen vom Alter eines normal ernährten Materials vorliegen. Sie sind unentbehrlich bei der Auswertung von Befunden an Mangelzellen.

II. Versuchsmaterial und Methodik.

Bei der vorliegenden Fragestellung hat das Versuchsobjekt folgenden Forderungen zu genügen:

1. Eignung für protoplasmatische Beobachtung an ungeschädigten Einzelzellen.
2. Möglichkeit der Anzucht in genau definierter Nährlösung.
3. Reproduzierbarkeit der Mangelsymptome.
4. Durchführbarkeit von Stoffwechselmessungen.

Diese Voraussetzungen sind wohl nur bei wenigen Objekten gleichermaßen erfüllt. Einzellige Grünalgen scheiden z. B. wegen der nur be-

scheidenen Möglichkeiten protoplasmatischer Untersuchungen von vornherein aus. Nach längeren Vorversuchen wählten wir als vergleichsweise am besten geeignet die Wurzeln der Wasserlinse *Lemna minor*.

Jeder Trieb von *Lemna minor* besitzt bekanntlich nur eine Wurzel. Sie trägt an Stelle einer Kalyptra die sog. Wurzeltasche, die gegebenenfalls leicht abzustreifen ist. Es handelt sich um ein raschwüchsiges Organ begrenzter Wachstums- und Lebensdauer (Endlänge unter Normalbedingungen etwa 50 bis 60 mm). Bei den weiteren großen Unterschieden zwischen den eigentlichen Wurzeln der höheren Pflanzen und denen von *Lemna minor* (keine Wurzelhaare, Seitenwurzeln und Leitelemente) verbieten sich Schlüsse von unseren Befunden auf das physiologische Verhalten von Wurzeln im allgemeinen. Das hier einschlägige Schrifttum haben wir daher im vorliegenden Zusammenhang weitgehend außer Betracht gelassen. Eine wesentliche Funktion bei der Stoffaufnahme ist für die *Lemna*-Wurzel nicht nachgewiesen. Man wird sie als Anhangsgebilde ansehen dürfen, dem vielleicht eine gewisse Rolle als statisches Organ zufällt (Ludwig). In einer *Lemna*-Population erfolgt die Wurzelbildung an den zugehörigen Trieben ziemlich kontinuierlich, da sich zwischen die Schübe der Achseltriebe erster Ordnung jeweils mehrere „Beisprosse" mit ihren Wurzeln einschalten.

Über protoplasmatische Eigenschaften der *Lemna*-Wurzeln liegen bereits Angaben von Strugger und Marklund vor. Besonders ersterer hat auf den ausgeprägten Gradienten der Plasmolyseform von der Wachstums- zur Dauerzone hingewiesen, während die Versuchsdaten von Marklund erkennen lassen, daß die physiologische Zonierung nicht genügend berücksichtigt wurde.

Eine Kultur von Lemnaceen ist zum Zwecke ernährungsphysiologischer Untersuchungen schon vielfach unternommen worden. Hier sind besonders die Arbeiten von Ashby und Mitarbeitern, H. L. White, E. F. Hopkins und Steinberg zu nennen. Nach dem Vorgang von Hopkins kultivierten wir steril, weil dabei — von der stets unerwünschten Infektion durch Bakterien und Algen abgesehen — auch ein gelegentlicher Zusatz von Glukose zur Nährlösung möglich ist. Eine Ausgangskultur wurde durch Kaltsterilisation von *Lemna*-Pflänzchen mit Sublimatalkohol erhalten (sterile Regeneration aus einem überlebenden Vegetationspunkt). Das gesamte Versuchsmaterial gehört einem Klon an (Stamm St). Eine Blütenbildung in den Kulturen wurde nie beobachtet trotz gelegentlich ausgeführter diesbezüglicher Versuche mit veränderten Nährlösungen. Für andere ernährungsphysiologische Zwecke haben wir nach demselben Verfahren Reinkulturen von *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*, *Wolffia arrhiza* und *Ricciocarpus natans* gewonnen.

Ashby, Wangermann und Winter haben neuerdings mitgeteilt, daß die Achseltriebe mit abnehmender Ordnungszahl eine geringere Oberfläche und verkürzte Lebensdauer aufweisen. Ein Trieb („Beisproß") höherer Ordnung bildet weniger Tochtertriebe als ein solcher niederer Ordnung und sollte daher als Ausgangspflänzchen für eine Kultur weniger geeignet sein. Wir konnten einen derartig starken Vitalitätsabfall der Tochtertriebe eines Pflänzchens nicht beobachten, vielleicht nur deshalb, weil das Material unseres Versuchsklons je Pflänzchen beiderseits 5—6, d. h. insgesamt 10—12 Tochtertriebe abgliederte gegenüber insgesamt nur 5 bei dem Klon II der englischen Autoren. Ein etwa vorhandener Abfall der Leistungsfähigkeit würde sich daher in unserem Material auf eine größere Anzahl von Folgetrieben verteilen. Die von uns zum „Impfen" verwendeten jungen

Stammkulturen enthielten nur Pflänzchen von optimaler Triebgröße. Obwohl unsere Impfpflänzchen kaum sämtlich die gleiche Ordnungszahl besaßen, lieferten Parallelaufzuchten doch stets annähernd gleiche Endtrockengewichte. Impfpflänzchen aus alten Kulturen oder aus Mangellösungen zeigten dagegen in Normallösung zunächst erheblich verminderte Substanzproduktion und wurden daher für die Versuchsaufzuchten nie verwendet (vgl. S. 441). Ob dieser allmählich reversible Vitalitätsabfall der alten Triebe und Mangelpflänzchen sich auf eine mit Wuchsstoffdefizienz verbundene Alterungserscheinung im Meristem zurückführen läßt, wie es die englischen Autoren in ihrem Fall für wahrscheinlich halten, bedarf einer genauen Untersuchung.

Die Normalnährlösung hatte folgende Zusammensetzung: KNO_3 0,4 g; KH_2PO_4 0,2 g; $MgSO_4$ 7 H_2O 0,3 g; $CaCl_2$ 0,61 g; $FeSO_4$ 7 H_2O 5 mg; $MnCl_2$ 4 H_2O 0,3 mg; H_3BO_3[1] 0,5 mg; H_2O 1000 g. Kalium- und Kalziummangelkulturen wurden meist bei partiellem bzw. vollständigem osmotischen Ersatz dieser Ionen unter Erhaltung der Gesamtionenkonzentration angezogen. Eine schädliche Spezialwirkung des hierbei mehrfach verwendeten Natriumions haben wir im gegebenen Konzentrationsbereich nicht beobachtet.

Für die Erzielung gleichmäßigen Wachstums ist eine Be„impfung" der Kulturkolben mit gleichaltem Material Voraussetzung. Es wurde stets ein junger, frisch abgegliederter Trieb verwendet, der als Altersmarke eine etwa 15—20 mm lange Wurzel trug. Daraus entwickelte sich unter den gewählten Normalbedingungen (*kontinuierliches* Anzuchtlicht von etwa 1200 Lux, Temperatur 22—24°) auf einer Lösungsoberfläche von etwa 50 cm^2 (Erlenmeyer- oder Standkolben 250—300 cm^3, Lösungsmenge 100 cm^3), in 20 Tagen eine geschlossene *Lemna*-Decke. Ältere Kulturen wurden nicht benutzt.

Soweit nicht anders angegeben, wurden die Wurzeln der Normal- und Mangelkulturen bei einer Länge von 15 $\pm$ 3 mm untersucht. Die aufeinanderfolgenden Wurzeln entwickeln sich in den Mangelnährlösungen unter extremeren Bedingungen, so daß sich durch Entnahme von gleichlangen Wurzeln aus verschieden alten Kulturen genau abgestufte Mangelgrade gewinnen lassen. Vom Einsetzen einer Wachstumshemmung an haben natürlich die Mangelwurzeln ein längeres individuelles Lebensalter als gleichlange Normalwurzeln.

Plasmolysezeit. Bei der recht klar ausgeprägten physiologischen Zonierung der *Lemna*-Wurzel kann man eine einigermaßen *quantitative* Festlegung des plasmatischen Gradienten versuchen. Aus diesem Grunde haben wir die Angabe der Plasmolysezeit im Sinne von F. Weber einer den subjektiven Einflüssen noch stärker unterworfenen Beschreibung der Plasmolyseform vorgezogen. Es ist dies insofern berechtigt, als in der

[1] Mangan- und Borzusatz ist unbedingt notwendig; das Trockengewicht einer Anzahl von Manganmangelkulturen betrug 14,9 $\pm$ 1,9 mg, von Bormangelkulturen 27,4 $\pm$ 1,3 mg gegenüber 39,6 $\pm$ 2,8 mg der entsprechenden Normalparallelen.

Lemna-Wurzel extrem lange Plasmolysezeiten nicht vorkommen, und der Eintritt völliger Abrundung relativ genau angegeben werden kann. Wir haben uns im übrigen immer wieder davon überzeugt, daß an unserem Objekt eine erhebliche Diskrepanz bei der Bewertung des Plasmolyseverlaufs nach Form oder Zeit nicht auftrat. Hinsichtlich der Verläßlichkeit der Plasmolysezeit als relatives Maß von Plasmaviskosität, bzw. Hydratation sind Einwände möglich, welche bei den einzelnen Versuchsobjekten verschieden stark ins Gewicht fallen [vgl. z. B. Borriss, Ruge (2)]. Daß dieselben für die *Lemna*-Wurzel nicht von größerer Bedeutung sein dürften, soll an anderer Stelle näher ausgeführt werden. Auf das im vorliegenden Falle wohl schwerstwiegende Bedenken, Unterschiede der Plasmolysezeit könnten auf verschiedenen Hypertoniegraden des Plasmolytikums gegenüber Zellen mit ungleicher Zellsaftkonzentration beruhen, wird auf S. 438 eingegangen.

Als Plasmolytikum kam bei der gegebenen Fragestellung im allgemeinen nur Glukose in Betracht und zwar in einem Konzentrationsbereich um 0,4 mol. Beobachtet wurde nicht die hinfällige und kleinzellige Wurzelepidermis, sondern die dritte Zellage. Diffusionsschwierigkeiten für das Plasmolytikum sind auffallend gering (Plasmolyseeintritt in der Dauerzone spätestens 30 sec, in Zellen der Wurzelspitze im Extremfall 2 min nach Einlegen). Wichtig ist die mikroskopische Beobachtung der Wurzeln in reichlicher Flüssigkeitsmenge. Sie wurde daher in mindestens 5 cm^3 Lösung (abgedecktes Schälchen, auf Objektträger aufgekittet) an der basal fixierten Wurzel mit einer Wasserimmersion (Leitz $^1/_7$ W) vorgenommen.

Harnstoffpermeabilität. Gegen die Heranziehung dieser Größe als plasmatisches Kennzeichen bestehen bekanntlich ernste Bedenken, da extra- und intrazelluläre Einflüsse nichtplasmatischer Natur die Harnstoffaufnahme stark verändern können und Harnstoff selbst die Permeabilität wesentlich beeinflussen kann (s. besonders Bogen, Drawert). Auf Grund unserer Erfahrungen schließen auch wir uns diesen Bedenken an, halten uns jedoch für berechtigt, mit der gebotenen Vorsicht auch auf die Veränderungen der Harnstoffpermeabilität unter den vorliegenden Versuchsbedingungen hinzuweisen. Da eine gleichzeitige plasmometrische Messung vieler Zellen über die ganze Wurzellänge hinweg technisch unmöglich ist, haben wir uns auf die Registrierung der Deplasmolysezeiten in 0,4 Mol Harnstoff beschränken müssen. Die Anwendung der Totalmethode erschien geboten, weil Glukose die Harnstoffpermeabilität bedeutend herabsetzt, wie dies von Schmidt (1) und Kreuz schon für andere hochpermeable Objekte beschrieben worden ist. Eine Anpassung der verwendeten Harnstoffkonzentration an den osmotischen Gradienten der Wurzel war nicht durchführbar; der Ausgangsplasmolysegrad in den einzelnen Wurzelzonen war daher

etwas verschieden. Die Unterschiede in der Harnstoffpermeabilität sind jedoch sehr groß im Vergleich zu denen des osmotischen Wertes bzw. Plasmolysegrades, so daß der Fehler in den Deplasmolysezeitangaben tragbar erscheint. Die angegebenen Werte haben immerhin nur orientierenden Charakter.

In einigen Versuchen wurde auch die Glyzerinpermeabilität geprüft. Schon Marklund teilt mit, daß sie für *Lemna* erheblich unter der Harnstoffpermeabilität liegt, was wir bestätigen können. Eine generelle Einbeziehung in unsere Versuche war nicht möglich, da besonders Mangelwurzeln sehr empfindlich gegen Glyzerin sind. Auch auf die wünschenswerte Bestimmung der Wasserpermeabilität mußten wir verzichten, da dieselbe unter allen Versuchsbedingungen in der *Lemna*-Wurzel zu groß ist, um feinere Abstufungen erkennen zu lassen.

Osmotischer Wert. Die osmotischen Werte der Wurzelzellen wurden durchwegs plasmometrisch mit Glukose als Plasmolytikum bestimmt.

Wachstumsgeschwindigkeit. Zur Messung mit dem Horizontalmikroskop wurden die Pflänzchen in Reagenzgläser aus Jenaer oder Quarzglas übertragen. Belichtung, Temperatur und Ernährungsbedingungen während der Meßperiode waren dieselben wie bei den zugehörigen Parallelkulturen in der Anzucht.

Respiratorischer Sauerstoffverbrauch. Die Stoffwechselmessungen haben wir zunächst auf die Bestimmung des respiratorischen Sauerstoffverbrauches beschränkt. Eine Messung der Photosynthese ist grundsätzlich möglich, da die Wurzeln Chloroplasten führen. Der Chloroplastengehalt ist jedoch nicht konstant, weshalb wir zunächst nur orientierende Versuche angestellt haben, die hier nicht wiedergegeben werden sollen. Das Verhalten der Photosynthese haben wir für eine spätere Untersuchung zurückgestellt. Die erforderlichen Angaben über methodische Einzelheiten sind in Abschnitt IV, E gemacht.

III. Plasmatische Gradienten und osmotischer Wert von Normalwurzeln.

Grundlage für eine Beurteilung von Mangelzuständen ist die genaue Kenntnis der entsprechenden Verhältnisse in einer normal ernährten Wurzel. Wir haben daher Plasmolysezeit, osmotischen Wert und Harnstoffpermeabilität an Normalwurzeln der Standardlänge 15 mm bestimmt. Der wünschenswerte Vergleich an derselben Wurzel ist aus methodischen Gründen nur bei den beiden ersteren Größen möglich. Zur genauen Kennzeichnung der Wachstumszone wurden an den beobachteten Wurzeln zugleich Messungen der Zellänge vorgenommen. Da die Länge der Einzelzellen etwas differiert, wurde eine größere Anzahl von Zellängen gemittelt; die Mittelwerte liefern eine Kurve, innerhalb deren das Ende der Streckungszone deutlich markiert ist. Die Dauerzellen haben nach der Wurzelbasis zu stets eine geringere Länge, weil bei den erstgebildeten Zellen der *Lemna*-Wurzel das Streckungswachstum eher

zum Stillstand kommt. Die Streuung der Einzellängen ist in der Basalzone oft erheblich. Ein Vergleich unserer Daten mit den umfassenderen Messungen von BURSTRÖM (1941) an Weizenwurzeln ist wegen der morphologischen und physiologischen Unterschiede des Materials nur beschränkt möglich.

Der ausgeprägte Gradient der *Plasmolysezeit* ist in Abb. 1, 3 und 7 für eine größere Zahl von Teilstrecken dargestellt. In vereinfachter Form (Apikalwert, Maximalwert, Basalwert) findet man denselben für Normalwurzeln auch in den Darstellungen der Abb. 8. Die längste Plasmolysezeit wird an Zellen beobachtet, die bereits als ausgewachsen zu

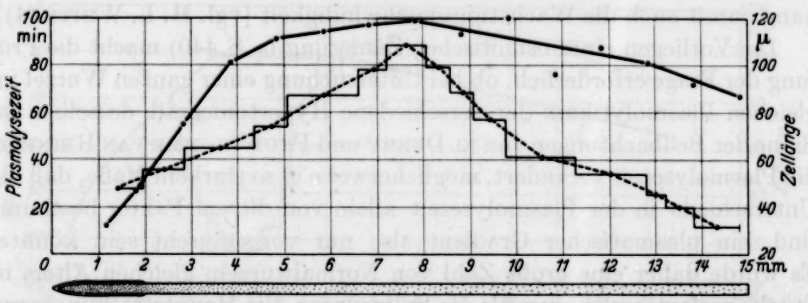


Abb. 1. Plasmolysezeitgradient in der Wurzel von *Lemna minor*. Die diskontinuierliche Darstellung (Treppenkurve) erläutert das Meßverfahren, bei dem die Wurzel laufend von der Spitze zur Basis verschoben werden mußte, um die beiderseits erfolgende Abrundung zu erfassen. Diese war jeweils um die durch die Stufenbreite gekennzeichnete Wurzelstrecke vorgerückt. Wurzel an der Basis fixiert, Verschiebung durch Kreuztisch. Objektiv: Wasserimmersion Leitz 1/12 W. Die Meßpunkte der Zellängen geben die Mittelwerte von 15 Zellen der vermessenen Wurzelzone wieder.

bezeichnen sind. Wir haben diese Feststellung immer wieder machen können. Meist liegt das Plasmolysezeitmaximum bei der Normalwurzel 5—8 mm von der Wurzelspitze entfernt.

Die verbreitete Auffassung, daß das Zytoplasma ein Viskositätsmaximum innerhalb der Streckungszone — ja sogar an deren Beginn — besitzt, geht in erster Linie auf STRUGGERS Angaben zurück. Besonders anschaulich wird sie durch Abbildungen von Zellen aus *Helianthus*-Hypokotylen demonstriert (STRUGGER 1934, S. 422). Die hieraus von STRUGGER gezogenen Schlüsse hinsichtlich des Mechanismus des Streckungswachstums sind verschiedentlich angegriffen und auch nicht aufrechterhalten worden (vgl. besonders BORRISS). Es liegt nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit, diesen Fragenkreis näher zu behandeln. Immerhin sei bemerkt, daß es auch nach unseren Beobachtungen nicht angängig erscheint, der erhöhten Plasmaviskosität generell einen der ersten Plätze in einer das Streckungswachstum auslösenden und steuernden Kausalkette von Einzelfaktoren zuzuweisen. Unsere Beobachtungen ergänzen von anderer Seite her die durch RUGE (1) getroffene Feststellung, daß die Plasmolysezeitänderung beim Streckungswachstum (Wirkung von Indolylessigsäure) der Zellverlängerung zeitlich nachfolgt. Von der *Lemna*-Wurzel bildet STRUGGER (S. 417) auffallenderweise 2 nahezu *gleichgroße* Zellen aus „Streckungs- und Dauerzone" mit konträren Plasmolyseformen ab. Ein Vergleich seiner und unserer Messungen ist erschwert durch die Verschiedenheit von Plasmolytikum

und untersuchter Zellschicht (daß es sich bei Strugger um Epidermiszellen handelt, scheint auf einem Irrtum zu beruhen); ferner ist bei Strugger das Alter der benutzten Wurzeln und die Länge der Zellen nicht vermerkt.

Die Plasmolysezeit-Höchstwerte unterliegen bei Normalwurzeln gleicher Anzuchtbedingungen nicht unbeträchtlichen jahreszeitlichen Schwankungen. Im Frühjahr fanden wir am Material aus 5—12 Tage alten Kulturen stets Maxima im Bereich von 70—100 min und im Zusammenhang damit ausgeprägtere Gradienten als im Herbst, wo die längste Plasmolysezeit um 50 min lag (vgl. dazu Abb. 8, sowie Tabelle 4 und 5). Jahresperiodisch beeinflußt sind wahrscheinlich auch andere Plasmaeigenschaften, sowie Stoffwechselprozesse und im Zusammenhang damit auch die Wachstumsgeschwindigkeit [vgl. H. L. White (4)].

Das Vorliegen einer osmotischen Zonierung (s. S. 440) macht die Prüfung der Frage erforderlich, ob bei Untersuchung einer ganzen Wurzel im gleichen Plasmolytikum der verschiedene Hypertoniegrad desselben im Sinne der Beobachtungen von el Derry und Prud'-homme van Reine jr. die Plasmolysezeit verändert, möglicherweise in so starkem Maße, daß die Unterschiede in der Plasmolysezeit allein von diesem Faktor bestimmt sind, ein plasmatischer Gradient also nur vorgetäuscht sein könnte. Es wurde daher eine große Zahl von Normalwurzeln gleichen Alters in Stücke zerlegt, welche jeweils die Spitzenzone, die Hauptstreckungszone bis zum Beginn der Dauerzone und die ältere Dauerzone umfaßten. Diese wurden nun getrennt mit Glukose plasmolysiert, deren Konzentration den Unterschieden im osmotischen Wert weitestmöglich angepaßt war, so daß im Durchschnitt mit gleicher Hypertonie gerechnet werden konnte (Tabelle 1). Auch bei diesem Vorgehen blieben die Differenzen in der Plasmolysezeit denen von unzerteilten Wurzeln ähnlich, so daß der zunächst naheliegende Einwand in der Hauptsache entkräftet ist [vgl. auch Fischer (1)].

Bei allen untersuchten Normalwurzeln weist die *Deplasmolysezeit in 0,4 Mol Harnstoff* ein Maximum auf, dessen relative Schärfe durch die im Vergleich zur Plasmolysezeitbestimmung größere Meßgenauigkeit bedingt ist. Das entsprechende Minimum der Harnstoffpermeabilität

Tabelle 1. *Plasmolysezeitunterschiede in getrennten Zonen der Lemna-Wurzel bei angepaßtem Hypertoniegrade des Plasmolytikums.* (Verteilung auf 2 Versuchstage aus versuchstechnischen Gründen.)

Wurzelzone	Osmotischer Wert Mol	Glukose Mol	Plasmolysezeit min	Kulturalter Tage
Spitze	0,29	0,48	20 ± 1	9
Streckungszone. . .	0,21	0,40	41 ± 4	9
Streckungszone. . .	0,21	0,40	32 ± 3	12
Basis	0,24	0,43	11,5 ± 1,5	12

liegt wiederum genau am Ende der Streckungszone, also dort, wo im Plasmolytikum Glukose die Abrundung des Protoplasten am langsamsten erfolgt (Abb. 2). Harnstoffpermeabilität und Plasmolysezeit in Glukose müssen natürlich an verschiedenen Wurzeln gemessen werden, so daß der direkte Nachweis der Koinzidenz des Maximums der Plasmolysezeit mit dem Minimum der Harnstoffpermeabilität nicht geführt werden kann. In Harnstoff selbst runden sich die am wenigsten permeablen Zellen zwar auch stets zuletzt ab; doch hat diese Beobachtung nur beschränkten Wert im Hinblick auf die abrundende Wirkung des in die Zelle eindringenden Harnstoffes.

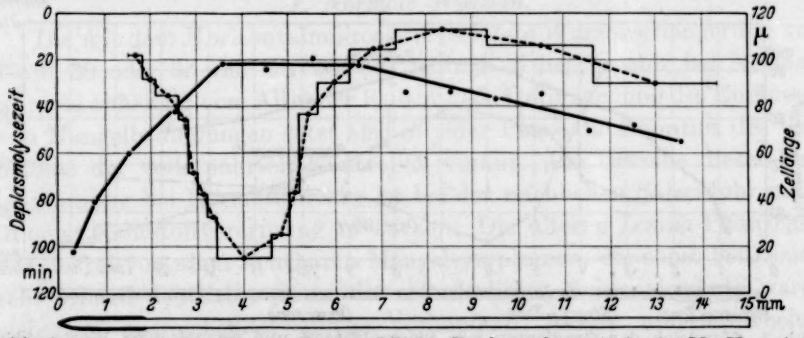


Abb. 2. Gradient der Harnstoffpermeabilität (Deplasmolysezeit in 0,4 Mo Harnstoff) in der *Lemna*-Wurzel. (Erläuterung der Treppenkurve vgl. Abb. 1.)

Verschiedentlich haben wir beobachtet, daß es im Bereich der Dauerzone nach der Wurzelbasis zu wieder zu einem Abfall der Harnstoffpermeabilität kommt, besonders bei Wurzeln aus älteren Kulturen und aus Mangelanzuchten (vgl. z. B. Abb. 9). Eine sekundäre Erniedrigung der Harnstoffpermeabilität beschreibt auch MARKLUND für *Helodea* und wir können unsererseits entsprechende Erfahrungen an *Hydrodictyon* (unveröffentlicht) hinzufügen (vgl. auch REUTER). WEBER (3) bringt eine ähnliche Beobachtung an Spirogyra mit einer Wiederanregung der Teilungsfähigkeit in Zusammenhang, eine Erklärung, die für unseren Fall auszuschließen ist. In der *Lemna*-Wurzel liegt wahrscheinlich eine spezifische Hemmung der Harnstoffaufnahme durch intrazelluläre Einflüsse vor, besonders bei der allmählich erfolgenden Annäherung an einen prämortalen Zustand. Allerdings waren die in Frage kommenden Zellen noch durchaus intakt.

Der *osmotische Wert* zeigt ebenfalls einen deutlichen Gradienten (Abb. 3). Sein Minimum liegt recht genau dort, wo die Zellen ihre Maximallänge erreicht haben, d. h. am Ende der Streckungszone. Diese Feststellung entspricht den Erfahrungen anderer Autoren [z. B. RUGE (1)]. Eine stärkere Anatonose im Bereich der Streckungszone, die das Auftreten eines osmotischen Gradienten ganz unterdrücken kann

(Burström: Beobachtungen an optimal ernährten Weizenwurzeln), trat bei *Lemna*-Wurzeln gewöhnlich selbst dann nicht auf, wenn das Kulturmedium 0,5% Glukose enthielt. In solchen Fällen war die Zellsaftkonzentration gegenüber dem Material aus Kontrollen mit zuckerfreier Lösung um den Betrag erhöht, welcher der Steigerung der Lösungskonzentration durch den Zuckerzusatz entsprach; ein osmotischer Gradient war auch dann deutlich nachweisbar (vgl. Tabelle 2). Doch muß erwähnt werden, daß in unserem großen Versuchsmaterial als seltene Ausnahmen Wurzeln vorkamen, denen der osmotische Gradient fast fehlte.

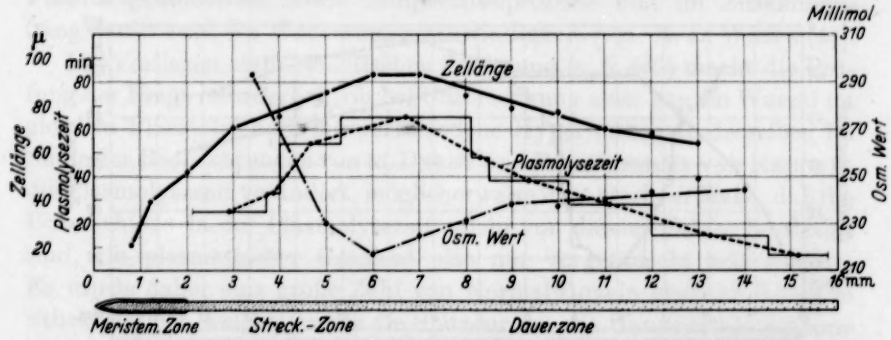


Abb. 3. Vergleich der Gradienten von Plasmolysezeit und osmotischem Wert, sowie Zellänge in der Wurzel von *Lemna minor*. (Alle Werte sind an derselben Wurzel gewonnen.) Die Meßpunkte der osmotischen Werte geben die Mittelwerte von je 10 Zellen wieder. Die Unterschiede zwischen den verbundenen Meßpunkten sind statistisch gesichert.

Tabelle 2. *Vergleich der osmotischen Werte von Lemna-Wurzeln bei Kultur mit und ohne Glukosezusatz* (mMol).

	Spitze 1,5—2,5 mm	Minimum zwischen 4 u. 8 mm	Basis 12—15 mm	Zahl der Wurzeln
Wurzeln ohne Glukose . .	251 ± 2	227 ± 6	248 ± 3	10
Wurzeln mit Glukose (0,5% = 27,7 mMol) . .	281 ± 7	253 ± 4	275 ± 3	9
Zunahme des osmotischen Wertes	30	26	27	

Die Koinzidenz des Plasmolysezeitmaximums und des Minimums des osmotischen Wertes gestattet keinen generellen Schluß auf einen Kausalzusammenhang zwischen diesen beiden Größen; wie später eingehend belegt, ist die Plasmolysezeit in anderen Fällen durchaus nicht von der Zellsaftkonzentration abhängig.

Der osmotische Wert der Wurzelzellen wird durch Verdunklung rasch verändert. Innerhalb von 4 Std sank er in abgetrennten Wurzeln von 238 ± 4 mMol auf 203 ± 4 mMol. Der weitere Abfall ist gering; selbst nach 100 Std Verdunklung, d. h. nicht lange vor beginnendem

Absterben der Wurzeln, wurde der Wert von 190 mMol nicht unterschritten. Bei Wurzeln, die in Kontakt mit den übrigen Teilen verblieben waren, trat ein etwas geringerer Abfall der Werte ein. Diese Daten sind im Hinblick auf den Einfluß der Verdunklung auf Plasmolysezeit und respiratorischen O_2-Verbrauch von gewissem Interesse; sie zeigen an, daß die gelösten Stoffe im Zellsaft nur zu einem kleinen Teil aus veratembarem organischen Material bestehen.

IV. Kalium- und Kalziummangel.

A. Wachstumsverlauf und Zellgrößen.

1. Normale Wurzeln.

Die mit dem Horizontalmikroskop verfolgte Wurzelverlängerung von 1 auf 30 oder 35 mm ist, wie aus Abb. 4—6 hervorgeht, bei Normalwurzeln abhängig vom Alter der Kultur. Die Untersuchung des Einflusses von Mangelbedingungen setzt also in jeder Phase die Kenntnis des Verhaltens der vollernährten Kontrollen voraus. Die Ursache dieser Verlangsamung bei Normalwurzeln ist bei der reichlichen Salzzufuhr nicht in einer Nährstoffverarmung zu suchen. Die älteren *Lemna*-Pflänzchen waren frei von allen sichtbaren Mangelsymptomen, die sonst bei *Lemna* sehr schnell deutlich werden, die erforderlichen Spurenelemente waren sicher in ausreichender Menge vorhanden. Ashby und Mitarbeiter (1928) haben bei *Lemna*-Kulturen bereits diese Wachstumsverlangsamung als einen „Überfüllungseffekt" beschrieben, der auch durch Wechsel der Nährlösung nicht behoben werden kann. Eine Wirkung der p_H-Wertsteigerung von 4,8 auf 6,0 in der nitrathaltigen Nährlösung dürfte daher auch nicht in Betracht kommen. Die starke Wachstumshemmung, welche Olsen (1935) bei *Spirodela polyrrhiza* in Knopscher Lösung schon bei p_H 6 feststellt, ist bei *Lemna minor* nicht zu beobachten. Wieweit unter unseren Versuchsbedingungen eine Depression der Lebensfunktionen unter der Wirkung zelleigener Ausscheidungsstoffe vorliegt, wie sie nach Pratt bei *Chlorella* und nach v. Denffer bei Diatomeen vorkommen, bedarf noch genauerer Prüfung. Von einem mehrfachen Wechsel der Nährlösung haben wir abgesehen, weil wir besonderen Wert auf Sterilhaltung der Kulturen legten.

Es sei an dieser Stelle vermerkt, daß *Lemna*-Pflänzchen aus überalterten Kulturen oder nach bestimmten Schädigungen beim Übertragen in frische Nährlösung einer längeren Nachwirkung unterliegen; die eingetretene Störung der Entwicklungsgeschwindigkeit fanden wir manchmal erst nach mehrfacher Passage wieder hergestellt. Bei 20—30 Tage alten Kulturen trat diese eigentümliche Erscheinung jedoch noch nicht ein (vgl. S. 434).

2. Kalimangelwurzeln.

Bei völligem Ersatz des Kaliums durch Natrium erfolgt vor dem 8. Tag bis zur Standardlänge von 15 mm noch keine Wachstumshemmung,

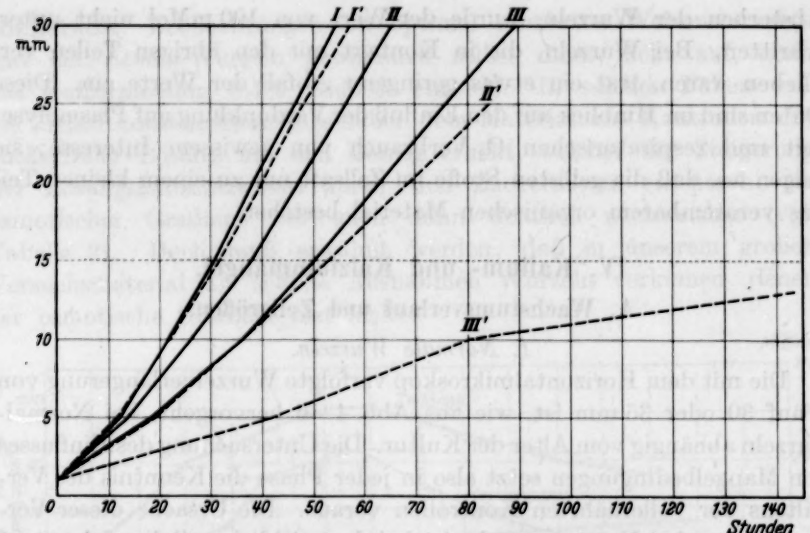


Abb. 4. Wachstumsgeschwindigkeit der *Lemna*-Wurzeln bei Kalimangel (K 0). Beginn der Messung bei 1 mm Wurzellänge. Jede Kurve gibt den Durchschnitt von 10 vermessenen Wurzeln wieder, Messungen der Wurzeln 3mal täglich.
I, II, III Normalkontrollen; *I', II', III'* Kalimangelkulturen; I—I' 6—8 Tage nach Kulturansatz; *II—II'* 8—11 Tage nach Kulturansatz; *III* 11—15 Tage; *III'* 11—17 Tage.

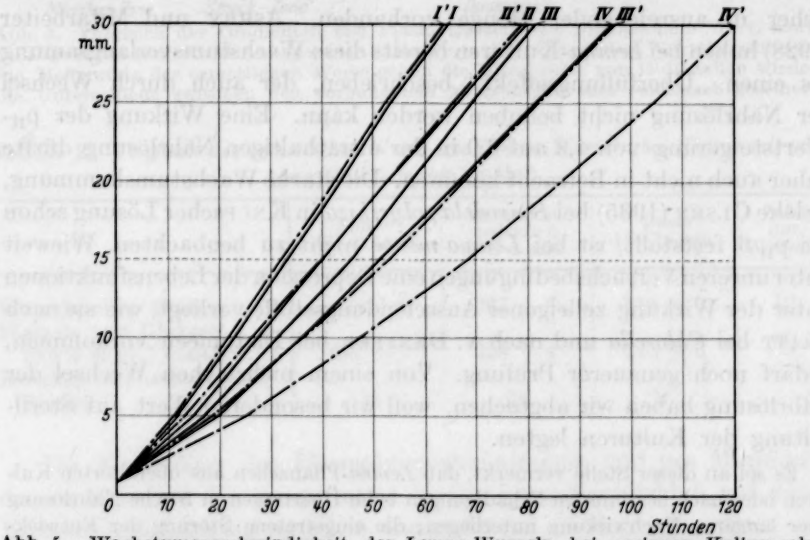


Abb. 5. Wachstumsgeschwindigkeit der *Lemna*-Wurzeln bei geringen Kaliumgaben (K/200). Methodik vgl. Abb. 4.
I—IV Normalkontrollen; *I'—IV'* Kaliummangel (K/200); *I—I'* 6—9 Tage nach Kulturansatz; *II—II'* 12—16 Tage nach Kulturansatz; *III* 17—21 Tage; *IV* 22—26 Tage; *III'* 17—21 Tage; *IV'* 22—27 Tage.

weil das Impfpflänzchen zunächst noch eben ausreichende Kalimengen hergibt (Abb. 4). Für den späteren Mangelzustand ist ein rapider Abbruch der Wachstumsfähigkeit charakteristisch, so daß in einer sog.

K 0-Kultur die Wurzellänge von 15 mm nur sehr langsam erreicht wird. Bei geringem Anfangsgehalt an Kali (K/200-Kultur) in der durch Abb. 5 wiedergegebenen Meßreihe beginnt die Hemmung erst mit dem 17. Kulturtag. Das Einsetzen der Kalimangelhemmung variiert im übrigen infolge der periodisch bestimmten Wachstumsgeschwindigkeit stark mit der Jahreszeit. Bei Abb. 4—6 handelt es sich um Spätsommer- und Herbstmaterial mit relativ spät auftretenden Mangelsymptomen. Früh-

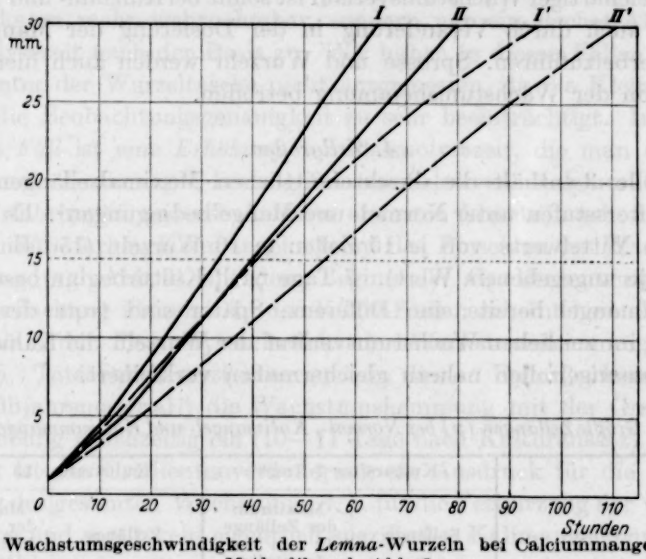


Abb. 6. Wachstumsgeschwindigkeit der *Lemna*-Wurzeln bei Calciummangel (Ca/75). Methodik vgl. Abb. 3.
I, *II* Normalkontrollen; *I'—II'* Kalziummangel; *I* 6—9 Tage nach Kulturansatz; *I'* 6—10 Tage nach Kulturansatz; *II* 14—17 Tage nach Kulturansatz; *II'* 14—18 Tage nach Kulturansatz;

jahrsmaterial reagiert erheblich rascher; der grundsätzliche Verlauf des Wachstums von Normal- und Mangelkulturen ist jedoch derselbe wie bei den in den Abbildungen dargestellten Beispielen. Die Hemmung des Wachstums der schwimmenden Triebe fällt mit der Wurzelhemmung stets zusammen, soweit sich dies dem Augenschein nach beurteilen läßt.

Die allerersten in der Kalimangelkultur gebildeten Wurzeln wachsen regelmäßig etwas schneller als Normalwurzeln gleichen Alters. Dies kommt auch in Abb. 5 (*I*, *I'* und *II*, *II'*) zum Ausdruck. Diese anfängliche Förderung wird jedoch bald von der Hemmung abgelöst; sie ist viel geringer als die starke und andauernde Förderung des Wurzelwachstums, welche in anderen Mangelkulturen, besonders bei Phosphormangel, beobachtet wird.

3. Kalziummangelwurzeln.

Völliges Weglassen von Kalzium aus der Nährlösung verhindert die Wurzelbildung (wie auch die Weiterentwicklung der Schwimmtriebe) gänzlich. Das Wurzelwachstum setzt offenbar einen Schwellenwert

an Kalziumionen in der Nährlösung voraus, der von dem Ausgangspflänzchen nicht zur Verfügung gestellt werden kann. Bei Ca/75 bis Ca/100-Kulturen (Ersatz durch Kalium oder Natrium) setzt frühzeitig eine mäßige und lange Zeit ungefähr gleichbleibende Hemmung des Wachstums ein (Abb. 6). Erst in einem sehr späten Zustand, den wir nicht in die Untersuchung einbezogen haben, wird die Wachstumshemmung der Wurzeln unter Auftreten stärkerer Verkrümmungen erheblich. Ein völlig gleichartiger Wachstumsverlauf ist somit bei Kalzium- und Kaliummangel auch durch Veränderung in der Dosierung der Mangelionen nicht herbeizuführen. Sprosse und Wurzeln werden auch hier gleichzeitig von der Wachstumshemmung betroffen.

4. Zellgrößen.

Tabelle 3 enthält die durchschnittlichen Maximalzellängen zweier Kulturaltersstufen unter Normal- und Mangelbedingungen[1]. Es handelt sich um Mittelwerte von je 15 Zellen in 10 Wurzeln (150 Einzelmessungen je angegebenem Wert). 7 Tage nach Kulturbeginn besteht bei Kalziummangel bereits eine Differenz. Später sind trotz des Unterschiedes im zeitlichen Wachstumsverlauf der Wurzeln die Kalium- und Kalziummangelzellen nahezu gleichermaßen verkleinert.

Tabelle 3. *Größte Zellängen (μ) bei Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln.*

	Kulturalter 7 Tage		Kulturalter 15 Tage	
	Zellänge	Maximum der Zellänge in mm von der Spitze	Zellänge	Maximum der Zellänge in mm von der Spitze
Normal	87,0 ± 3,9	6,5 — 7,0	82,0 ± 1,9	6,5 — 7,0
K 0	90,7 ± 2,9	6,0 — 6,5	53,0 ± 2,0	4,5 — 5,0
Ca/75	73,7 ± 2,4	4,0 — 4,5	59,2 ± 1,7	3,5 — 4,0

B. Plasmolysezeit.

Wegen der starken Abhängigkeit der Plasmolysezeit (und Plasmolyseform) vom Alter der Zellen innerhalb der *Lemna*-Wurzel muß ein sorgfältiger Vergleich zwischen gleichzeitig herangewachsenen Normal- und Mangelwurzeln unter Berücksichtigung ihrer jeweiligen Gradienten durchgeführt werden. Wir haben daher in Normal- und Kalimangellösungen (K/200 und K 0) gebildeten Wurzeln aus gleichalten Kulturen bei möglichst genau 15 mm Länge die Plasmolysezeit im Verlaufe einer Kultur in Abständen von ein bis mehreren Tagen gemessen und die Ergebnisse einer solchen Versuchsreihe in der Kurvenschar der Abb. 7 dargestellt. Die Ermittlung der Einzelkurve erfolgte in gleicher Weise wie bei der Untersuchung des Normalgradienten (Abb. 1 und 3).

[1] Es sei nochmals ausdrücklich betont, daß jeweils nur die frischgebildeten Wurzeln von 15 mm Länge verglichen wurden.

Um die verhältnismäßig große Streuung anzudeuten, mit der man bei solchen Messungen zu rechnen hat, haben wir in die erste Serie (5-Tage-Kultur) *zwei* Normalwurzeln aus dem gleichen Kulturgefäß aufgenommen. Trotz dieser Streuung zeigt Abb. 7, daß eine Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums nach der Wurzelspitze zu und eine Gradientenverflachung eintritt. Wurzeln mit starkem Kalimangel (K 0) gehen denen mit geringerem Kalimangel (K/200) in dieser Hinsicht voran. Zum Schluß ist ein Maximum in den Mangelwurzeln oberhalb der Wurzeltasche kaum mehr wahrnehmbar, sondern nur ein flacher Abfall der Plasmolysezeit nach der Basis zu. Wir haben in diesen Fällen das Gewebe unter der Wurzeltasche nicht ausgemessen, da die Kleinheit der Zellen die Beobachtungsgenauigkeit zu sehr beeinträchtigt. In *keinem einzigen Fall* ist eine *Erhöhung* der Plasmolysezeit, die man etwa bei dem durch Kalimangel herbeigeführten relativen Kalziumüberschuß nach Erfahrungen anderer Autoren erwarten könnte, auch nur angedeutet. Für starken Kalimangel stimmt das Einsetzen der Wachstumshemmung (vgl. Abb. 4) mit dem Beginn der Gradientenverschiebung und -verflachung überein. In der K/200-Kultur scheint beim Vergleich mit Abb. 5 der Plasmolysezeiteffekt der Wachstumshemmung voranzugehen. Tatsächlich setzt aber auch in diesem Falle (es handelt sich um Frühjahrsmaterial!) die Wachstumshemmung mit der Gradientenverschiebung gleichzeitig ein (10—11 Tage nach Kulturansatz). Grundsätzlich ist die Gradientenveränderung ein Ausdruck für die Verlangsamung des gesamten Wachstums, d. h. für die Verkürzung der wachsenden Zone und somit kein eigentlich spezifisches Kalimangelkennzeichen. Bei der erheblichen Streuung, die sich besonders aus der geringen Meßgenauigkeit der Plasmolysezeit ergibt (eine Verbesserung derselben in der von Schmidt, Diwald und Stocker gehandhabten methodischen Modifikation ist bei unserem Objekt praktisch nicht durchführbar), kann aus der Kurvenschar *einer* Versuchsreihe noch kein sicherer Schluß gezogen werden. Wir haben daher für eine größere Zahl von Wurzeln — und zwar zunächst aus Material von Frühjahrskulturen — die Plasmolysezeiten an der Wurzelspitze (am Ende der Wurzeltasche), die Maximalzeiten und die Zeiten an der Basis im Bereich von 12—15 mm Wurzellänge gemittelt und in einem „Dreiwertediagramm" zusammengestellt. In Abb. 8 sind enthalten: Normalwurzeln und Kalimangelwurzeln zweier Mangelgrade aus Kulturen geringeren und höheren Alters (I und II); die Werte der Serien I und II sind nur unter sich vergleichbar, weil auch die Normalwurzeln eine Gradientenverschiebung mit zunehmendem Kulturalter durchmachen, die offenbar der in Abb. 4—6 aufgezeigten Wachstumsverlangsamung entspricht.

In Abb. 8 sind auch die Plasmolysezeit-Durchschnittswerte für die uns aus dem Frühjahrsmaterial zur Verfügung stehenden Kalzium-

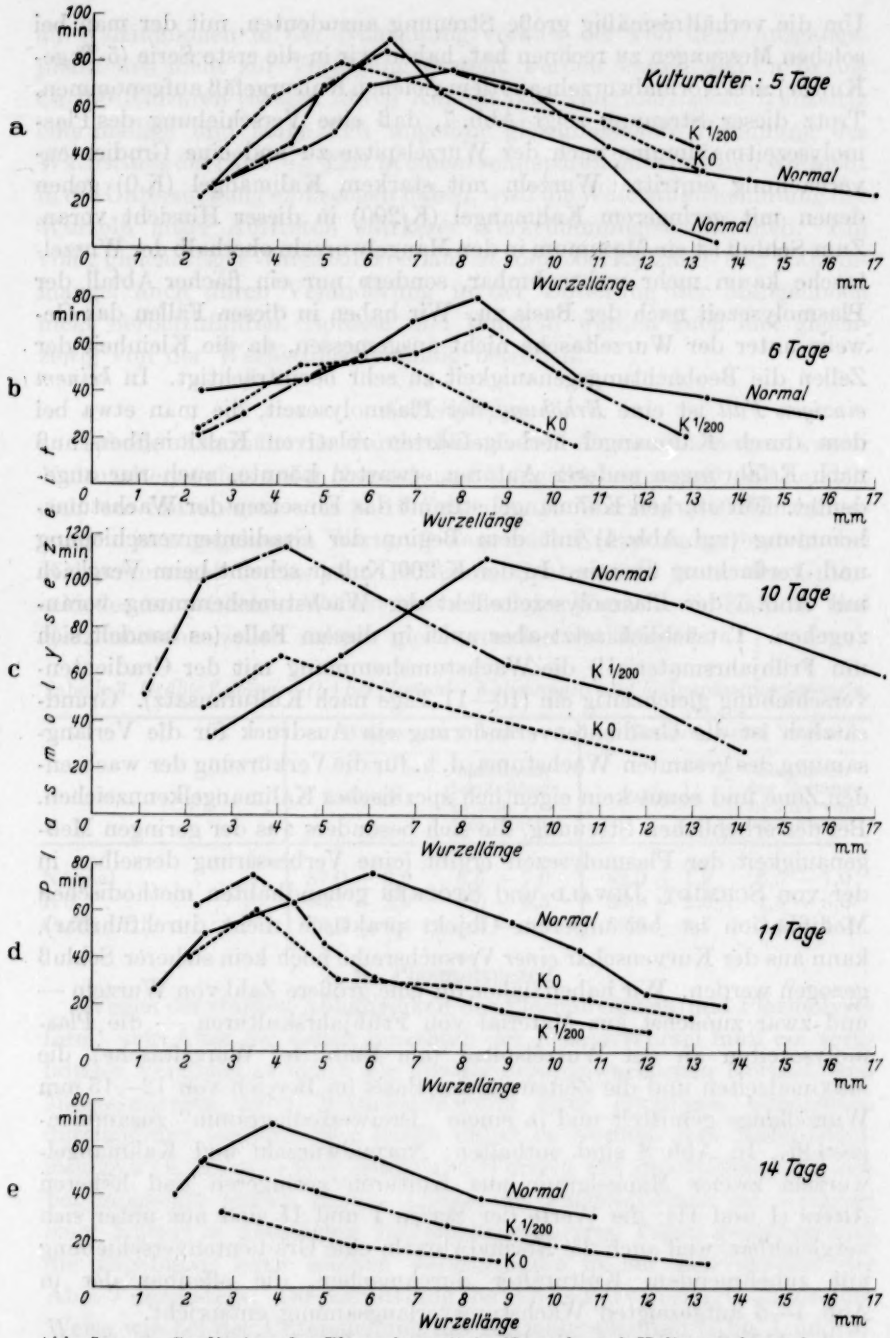


Abb. 7 a—e. Gradienten der Plasmolysezeit in Normal- und Kalimangelwurzeln verschiedenen Kulturalters (Mangelgrades). Der Übersichtlichkeit halber sind nur die Mittelwerte der Treppenkurven (vgl. Abb. 1 und 3) angegeben.

mangelwurzeln (Ca/75) aufgenommen (Id). Es zeigt sich eine deutliche Verschiebung des Gradienten *im gleichen Sinne* wie bei Kalimangel, jedoch quantitativ etwas ausgeprägter, was dem frühzeitigeren Einsetzen der Wachstumshemmung (Abb. 6) bei Kalziummangel durchaus entspricht. Wir können also auch hier *kein* Anzeichen für eine *spezifische* Plasmolysezeiterniedrigung durch den Kalziummangel (bzw. relativen Kaliüberschuß) nachweisen. Da man sich aus Abb. 8 allein von der Signifikanz der Unterschiede kein Bild machen kann, sind in Tabelle 4 die zugehörigen Werte mit ihren mittleren Fehlern angegeben. Unter

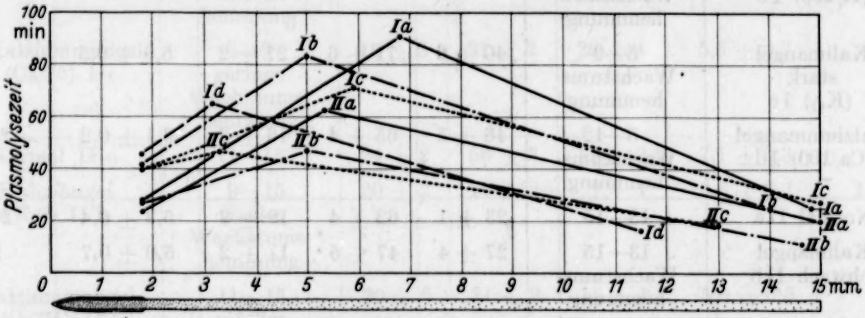


Abb. 8. Mittelwerte der Plasmolysezeiten an der Wurzelspitze, im Maximum und in der Nähe der Wurzelbasis in Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln für Frühjahrsanzuchten.
I a, b, d Kulturalter 5—12 Tage; *I c* 5—9 Tage; *II a, b* Kulturalter 13—15 Tage; *II c* 10—14 Tage; *a* Normalkultur; *b* K/200-Kultur; *c* K 0-Kultur; *d* Ca/75-Kultur (vgl. auch Tabelle 4).

Zugrundelegung des dreifachen mittleren Fehlers sind die als gesichert anzusehenden Differenzen anschließend zusammenfassend aufgeführt. Einige der nicht gesicherten Differenzen dürften sich an Hand eines noch umfangreicheren Versuchsmaterials wahrscheinlich ebenfalls als reell erweisen lassen. — Tabelle 5 enthält die Werte, die uns aus Messungen an Herbstkulturen zur Verfügung standen. Die Trennung von den Frühjahrswerten ist deshalb notwendig, weil schon die Normalwurzeln des jahreszeitlich verschiedenen Materials erhebliche Differenzen im Wachstum und protoplasmatischen Verhalten zeigen. Tabelle 5 ergänzt ferner die vorherigen Angaben durch ein umfangreicheres Material hinsichtlich des Verhaltens von Kalziummangelwurzeln. Es bestätigt sich, daß bei Kalium- und Kalziummangel eine gleichsinnige, wenn auch quantitativ nicht völlig identische Verschiebung der Wurzelgradienten stattfindet, die im wesentlichen mit der Wachstumshemmung konform verläuft. Lediglich ein Wertepaar der Tabelle 4 (Vergleich Id/Ia, Basiszellen) könnte eine spezifische Erniedrigung der Plasmolysezeit bei Kalziummangel andeuten. Auf eine graphische Darstellung der Werte der Tabelle 5 wurde im Hinblick auf die grundsätzliche Übereinstimmung von Frühjahrs- und Herbstmaterial verzichtet.

Tabelle 4. *Plasmolysezeitgradienten bei Kali- und Kalziummangel in Abhängigkeit vom Kulturalter* (vgl. Abb. 8). Plasmolysezeit in Minuten.

Frühjahrsmaterial	Kulturalter Tage	Spitze (2 mm)	Maximum (Lage verschieden)	Basis (12 bis 15 mm)	Lage des Plasmolysezeitmaximums in Millimeter von der Spitze	Zahl der vermessenen Wurzeln
Normal Ia	5—12	28 ± 2	90 ± 4	25 ± 3	6,8 ± 0,4	20
Kalimangel schwach (K/200) Ib	5—12 kaum Wachstumshemmung	41 ± 6	83 ± 6	24 ± 3	5,0 ± 0,6	13
Kalimangel stark (K_0) Ic	5—9 Wachstumshemmung	40 ± 6	71 ± 6	27 ± 2	5,9 ± 0,5	8
Kalziummangel (Ca/100) Id	5—12 Wachstumshemmung	46 ± 5	65 ± 4	16 ± 2	3,1 ± 0,2	21
Normal IIa	13—15	23 ± 1	62 ± 4	19 ± 2	5,3 ± 0,4	26
Kalimangel schwach IIb	13—15 Wachstumshemmung	27 ± 4	47 ± 5	11 ± 2	5,0 ± 0,7	9
Kalimangel stark IIc	10—14 starke Wachstumshemmung	40 ± 5	46 ± 6	18 ± 3	3,3 ± 0,4	6

Liste der signifikanten Unterschiede:

1. Normalwurzeln. IIa/Ia: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums nach der Spitze. Erniedrigung der Plasmolysezeit in Maximum (und Spitze).

2. Kalimangelwurzel. Ib/Ia: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums nach der Spitze. — Ic/Ia: Erniedrigung des Plasmolysezeitmaximums. — IIb/IIa: Erniedrigung der Plasmolysezeit in Basis und Maximum. — IIc/IIa: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts (dadurch Erhöhung der Plasmolysezeit in der Spitze).

3. Kalziummangelwurzeln. Id/Ia: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts (dadurch Erhöhung der Plasmolysezeit in der Spitze).

4. Gradient innerhalb der Wurzeln: Plasmolysezeitdifferenz Spitze-Maximum überall (außer IIc). Plasmolysezeitdifferenz Maximum-Basis überall.

Da mit der Möglichkeit zu rechnen war, daß das zarte Zytoplasma der *Lemna*-Wurzelzellen bezüglich seiner Plasmolysezeit eine durch den Altersgradienten begrenzte und besonders geringe Reaktionsbreite besitzt, haben wir beiläufig versucht, die Plasmolysezeit experimentell auf andere Weise zu verändern als durch verschiedene Nährsalzdosierung. In Tabelle 6 ist ein Versuch wiedergegeben, der eine starke Verringerung der Plasmolysezeit nach Verdunkeln erkennen läßt. Dieser Effekt ist weitgehend reversibel, ja man erhält nach Wiederbelichtung der Wurzeln innerhalb der apikalen Zone sogar extrem hohe Werte für das Plasmolysezeitmaximum; eine Erhöhung der Plasmolysezeit über

Tabelle 5. *Plasmolysezeitgradienten bei Kali- und Kalziummangel in Abhängigkeit vom Kulturalter.* Plasmolysezeit in Minuten.

Herbstmaterial	Kulturalter Tage	Spitze (2 mm)	Maximum (Lage verschieden)	Basis (12 bis 15 mm)	Lage des Plasmolysezeit-Maximums in Millimetern von der Spitze	Zahl der vermessenen Wurzeln
Normal I′a	6—9	20 ± 2	49 ± 3	24 ± 2	11,0 ± 0,6	8
Kalimangel (K 0) I′b	6—8 kaum Wachstumshemmung	19 ± 1	44 ± 6	32 ± 3	8,7 ± 0,6	6
Kalziummangel (Ca/75) I′c	6—9 geringe Wachstumshemmung	15 ± 2	31 ± 2	20 ± 4	5,5 ± 0,7	6
Normal II′a	11—15	24 ± 2	56 ± 3	15 ± 3	7,1 ± 0,3	8
Kalimangel (K 0) II′b	9—15 starke Wachstumshemmung	20 ± 2	26 ± 2	7 ± 1	3,6 ± 0,7	11
Kalziummangel (Ca/75) II′	11—15 mäßige Wachstumshemmung	20 ± 2	31 ± 2	15 ± 1	5,0 ± 0,5	6

Signifikante Unterschiede:

1. Normalwurzeln. II a/I a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. — I′a/Ia: (Tabellen 4 und 5) Maximum der Plasmolysezeit im Herbstmaterial erniedrigt und basalwärts verschoben.

2. Kalimangelwurzeln. I′b/I′a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. — II b/II a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. Erniedrigung der Plasmolysezeit in Maximum und Basis.

3. Kalziummangelwurzeln. I c/I a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. Erniedrigung der Plasmolysezeit in Maximum (und Spitze). — II′c/II a: Verschiebung des Plasmolysezeitmaximums spitzenwärts. Erniedrigung des Plasmolysezeitmaximums.

4. Gradient innerhalb der Wurzeln: Plasmolysezeitdifferenz Spitze-Maximum überall (II′b knapp). Plasmolysezeitdifferenz Maximum-Basis überall (außer I b).

Tabelle 6. *Wirkung von Verdunklung und Belichtung auf die Plasmolysezeit* (in min).

Entfernung von der Spitze	1,5 mm	2,6 mm	7,4 mm	10,2 mm	13,7 mm
Wurzeln aus dauerbelichteten Kulturen	23 ± 1	41 ± 6	88 ± 6	48 ± 5	17 ± 2
Nach Verdunklung (16 Std)	45 ± 6	37 ± 4	12 ± 1,5	7 ± 0,8	4 ± 0,3
Nach Wiederbelichtung (12 Std)	84 ± 27	(bei 3,6 mm) 214 ± 29	66 ± 10	32 ± 6	13 ± 3

den Normalwert hinaus ist also in dem Zytoplasma von *Lemna* grundsätzlich durchaus möglich. Die in Tabelle 6 dargestellten Effekte erfordern eine eingehendere Bearbeitung. Sie passen zu entsprechenden Beobachtungen von F. Weber (2) an Mesophyllzellen von *Ranunculus ficaria*. Ob die im Zusammenhang mit Atmung und Photosynthese auftretenden intrazellulären bzw. intraplasmatischen p_H-Wertsänderungen an ihrem Zustandekommen beteiligt sind, ist nach den Befunden von Stålfelt an *Helodea* keineswegs sicher. Wir führen diese Versuche hier nur an, um zu zeigen, daß einer *Erhöhung* der Plasmolysezeit über den Normalwert hinaus durch Faktoren mineralischer Ernährung an sich keine plasmatischen Schranken auferlegt sind. Bei der aufgezeigten Abhängigkeit der Plasmolysezeit von Belichtung bzw. Verdunklung liegt der Vorteil oder gar die Notwendigkeit kontinuierlicher Anzuchtbeleuchtung für unsere Zwecke auf der Hand, da bei Belichtungswechsel mit einer schwer kontrollierbaren zusätzlichen Veränderung der Meßwerte zu rechnen wäre.

Tabelle 7. *Plasmolysezeit* (min) *in normalen Lemna-Wurzeln* (Herbstmaterial) *bei verschiedenem Plasmolytikum* (isotonisch). (Plasmolytikum mit Nährlösung ohne P und Fe angesetzt.)

	Spitze (2 mm)	Maximum (5,5—7 mm)	Basis (13—15 mm)
Glukose (0,4 Mol)	28 ± 1	55 ± 4	19 ± 1
KCl (0,24 Mol)	27 ± 1	59 ± 4	11,5 ± 1,5
$CaCl_2$ (0,18 Mol)	34 ± 3	106 ± 3	30 ± 4

Eine starke Veränderung der Plasmakonsistenz über und unter ihrem Normalzustand erhält man an den Wurzelzellen von *Lemna* auch bei Plasmolyse mit Einsalzlösungen. Es entspricht den Erfahrungen zahlreicher Autoren, daß die Protoplasten in einer hypertonischen Kaliumchloridlösung unter Verquellung, in $CaCl_2$-Lösung unter dem Anschein einer Entquellung meist rasch absterben. Löst man diese Salze in verdünntem Nährmedium (ohne Phosphat und Eisen), so wird die schädliche Wirkung weitgehend kompensiert. Die Kalziumwirkung äußert sich dann (besonders in der Streckungszone) in einer erheblichen *Verlängerung* der Plasmolysezeit. Die entsprechenden Werte enthält Tabelle 7. Es ergibt sich daraus mit besonderer Deutlichkeit der grundsätzliche Unterschied zwischen den Verhältnissen bei zusätzlicher Einsalzdosierung und bei einseitigem Ionenentzug; Kaliummangelzellen sind z. B. völlig unvergleichbar mit Normalzellen im Kalziumüberschuß.

Für eine spezifische Wirkung des Nährsalzmangels würde eine kurzfristige Reversibilität der beobachteten Plasmolysezeiterniedrigung sprechen. Unsere diesbezüglichen Versuche haben keinerlei Anzeichen dafür ergeben, so daß wir auf die Wiedergabe entsprechender Protokolle verzichten können. Im Unterschied zu dem Verdunklungseffekt (Tabelle 6) ist die Erniedrigung der Plasmolysezeit bei Kalzium- und

Kaliummangel ebensowenig rückgängig zu machen, wie die auch im Zuge des Alterns und der Wachstumshemmung normaler Zellen auftretende Plasmolysezeitverringerung.

C. Harnstoffpermeabilität.

In ähnlicher Weise wie die Plasmolysezeit in Glukose wurde die Deplasmolysezeit in 0,4 Mol Harnstoff (Totalmethode der Harnstoffpermeabilitätsbestimmung) unter Berücksichtigung von Kulturalter und Längsgradienten bestimmt. Gegenüber der Plasmolysezeitmethode in der hier anwendbaren Form hat die Bestimmung der Harnstoffpermeabilität den Vorteil größerer Meßgenauigkeit. Man erhält daher schon aus der Kurvenschar der Abb. 9 einen recht eindeutigen Eindruck der vorliegenden Verhältnisse. Die obersten Kurven entstammen einer 8tägigen Kultur, in der nur bei Kalziumwurzeln das Wachstum leicht gebremst abläuft; hier ist noch kein deutlicher Unterschied zwischen den 3 Parallelen wahrzunehmen. Wenn die Wachstumshemmung deutlich wird, verschiebt sich das Minimum der Harnstoffpermeabilität unter starker Verflachung des Gradienten spitzenwärts und zwar bei Kalium- und Kalziummangel in nahezu *gleicher Weise*. Die Verhältnisse entsprechen qualitativ ganz denen, die für die Plasmolysezeit gelten. Auch die Normalwurzeln zeigen die enge Beziehung zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit und dem Gradienten der Harnstoffpermeabilität. In älteren Kulturen gebildete Normalwurzeln und noch mehr die Mangelwurzeln enthalten daher im Durchschnitt für Harnstoff erheblich stärker permeable Zellen.

Eine beträchtliche *Divergenz* im Verhalten von Plasmolysezeit und Harnstoffpermeabilität kommt im basalen Wurzelbereich zum Vorschein. Dort beobachteten wir häufig, aber nicht regelmäßig, eine manchmal abrupte Erniedrigung der Harnstoffpermeabilität, deren Ursache sich nicht ohne weiteres analysieren läßt. Wie schon auf S. 439 erwähnt, könnten p_H-Wertsänderungen in den alten Zellen vielleicht diesen Effekt bewirken. Eine Beziehung desselben zum Mangelzustand läßt sich weder aus Abb. 9 noch aus unseren sonstigen Versuchsdaten ableiten. Die letztgenannte Erscheinung macht die Aufstellung eines Dreiwertediagramms nach dem Muster der Abb. 8 unmöglich. Wir haben daher in Tabelle 8 unser Versuchsmaterial derart ausgewertet, daß wir den Deplasmolysezeitwert an der Spitze, den jeweiligen Maximalwert (Permeabilitätsminimum) und den basalen Tiefstwert unabhängig von dessen Lage innerhalb der Dauerzone zusammengestellt haben. Das gleichsinnige Verhalten von Kalium- und Kalziummangelwurzeln ist durch die statistische Auswertung im wesentlichen gesichert. Es sei vermerkt, daß die Harnstoffkonzentration in diesen Versuchen den durchschnittlichen osmotischen Werten der verschiedenen Wurzeln angeglichen war.

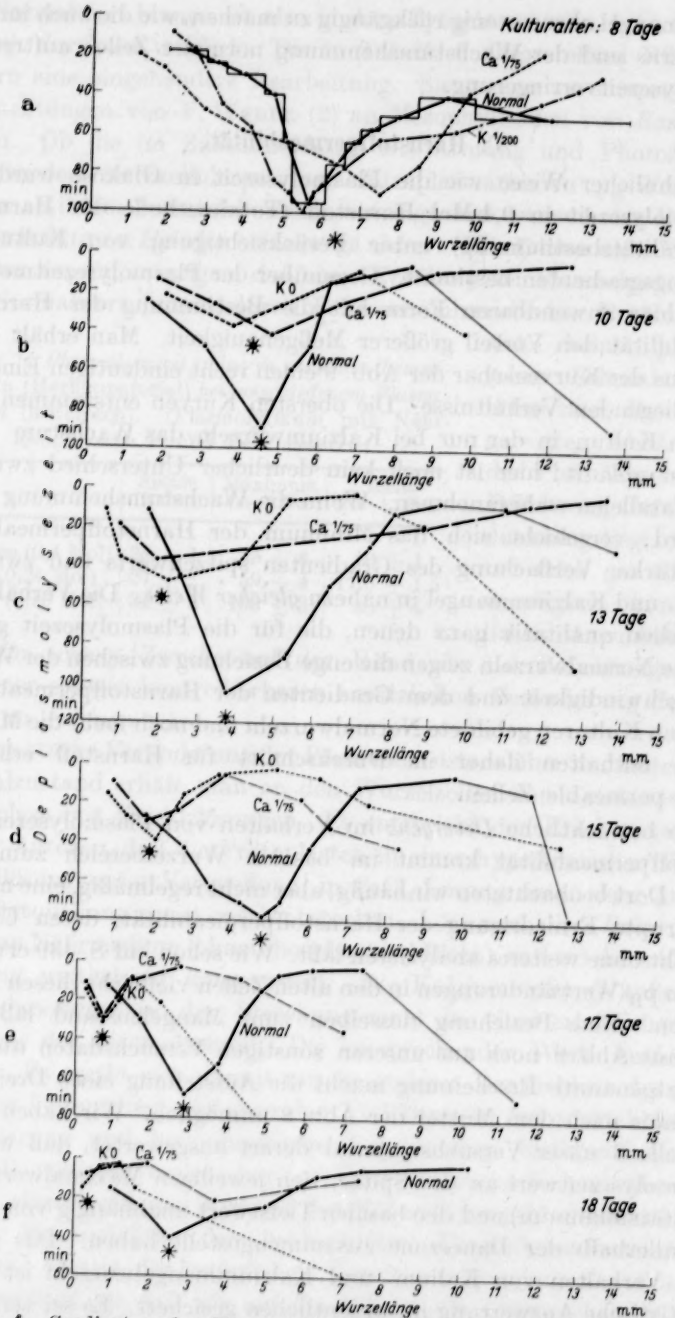


Abb. 9a—f. Gradienten der Harnstoffpermeabilität in Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln verschiedenen Kulturalters (Mangelgrades). Messungen an Einzelwurzeln wie bei den Versuchen der Abb. 7; Minima der Harnstoffpermeabilität für Normal- und Mangelwurzeln durch Sterne hervorgehoben.

Tabelle 8. *Deplasmolysezeit in Harnstoff in Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln.*

Material von April—August	Kulturalter Tage	Spitze (1,5 bis 2 mm)	Maximum = Permeabilitätsminimum (Lage verschieden)	Basaler Tiefstwert (Lage verschieden)	Lage des Maximums in Millimetern von der Spitze	Zahl der Wurzeln
Normal (0,4 Mol Harnstoff)	10—18	15 ± 1	56 ± 5	6,2 ± 1,1	4,0 ± 0,4	25
Kalimangel (K 0) (0,38 mol Harnstoff)	10—18	15 ± 2	32 ± 3	4,3 ± 0,6	1,9 ± 0,3	16
Kalziummangel(Ca/75) (0,41 Mol Harnstoff)	13—18	12 ± 2	18 ± 3	3,5 ± 0,5	1,4 ± 0,2	14

D. Osmotischer Wert.

Wir untersuchten in kurzen Zeitabständen plasmometrisch den osmotischen Wert an mehreren Normal- und Kalimangelwurzeln, und zwar zunächst in der Dauerzone, da dort in erster Linie Unterschiede zu erwarten waren, die nicht von einem Gradienten herrühren. Nach Abb. 10 ist bei *mäßigem* Kalidefizit (Ausgangskonzentration K/200) und einem im Laufe der Kultur zunehmenden Mangelgrade eine *Abnahme* des osmotischen Wertes evident. Diese beginnt schon recht frühzeitig, jedenfalls lange *bevor* die Wachstumshemmung einsetzt, die im vorliegenden Fall um den 14. Tag bemerkbar wurde (Wintermaterial). Schon vor diesem Termin wird bereits der Maximalwert der Konzentrationsdifferenz erreicht und in der Folge, d. h. während des Einsetzens der Wachstumshemmung, ungefähr beibehalten. Die in Abb. 10 verzeichnete Zunahme des osmotischen Wertes mit dem Alter der Kultur, aus der die Wurzeln jeweils entnommen waren, haben wir mehrfach, aber nicht immer gefunden. In Tabelle 9 sind die Basiswerte bei drei

Tabelle 9. *Osmotischer Wert bei Kali- und Kalziummangel* (mMol). Dauerzone. In jeder Wurzel wurden 30 Zellen gemessen.

	Kulturalter in Tagen			Zahl der Wurzeln
	7—8	11—12	15—16	
Normalwurzeln	246 ± 1	239 ± 2	239 ± 2	je 10 (300 Zellen)
Kalimangelwurzeln (K 0), K durch Na ersetzt	227 ± 2	214 ± 4	236 ± 2	je 10
Kalziummangelwurzeln (Ca/75), Ca durch K ersetzt	264 ± 4	271 ± 2	246 ± 5	je 6
Kalziummangelwurzeln (Ca/100), Ca durch Na ersetzt	281 ± 4	289 ± 3	266 ± 5	je 6

Wachstumshemmung bei K 0 ab 9. Tag; Wachstumshemmung bei Kalziummangel ab 5.—6. Tag; Wachstumsverlauf vgl. Abb. 4 und 6.

verschiedenen Kulturaltersstufen für *starken* Kalimangel (K 0, Herbstmaterial) angegeben. Im Unterschied zur vorher aufgeführten Mangelkultur (K/200) hat sich in diesem Falle die Differenz zu den Normalkontrollen in den Wurzeln aus der ältesten Kultur (von der Wurzelspitze abgesehen) ausgeglichen. Dabei spielt wohl mit, daß die Kalimangelwurzeln in diesem Zustand kaum mehr wachsen (vgl. Abb. 4) und ihre Zellen nicht mehr die Normallänge erreichen (vgl. Tabelle 3). Tabelle 9 zeigt weiterhin, daß in *Kalziummangel*wurzeln (Ca/75) bei geringer Wachstumshemmung (vgl. Abb. 6) in den beiden jüngeren Kulturen eine sehr deutliche *Steigerung* des osmotischen Wertes über

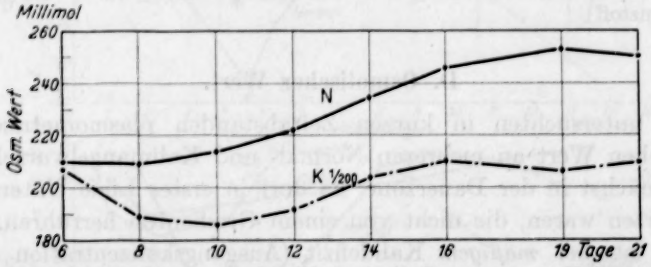


Abb. 10. Erniedrigung des osmotischen Wertes in der Dauerzone von Kalimangelwurzeln. Die Meßpunkte stellen die Mittelwerte von je 2—3 Wurzeln (60—100 Zellen) dar.

den der Normalwurzeln hinaus stattgefunden hat. Die Wirkung des Kalziummangels ist noch ausgeprägter in der Ca/100-Kultur, in der wir das fehlende Kalzium nicht durch Kalium, sondern durch Natrium ersetzt hatten. Damit wurde beiläufig sichergestellt, daß die Steigerung der Zellsaftkonzentration bei Kalziummangel nicht etwa durch die zusätzlich hohe Dosierung des als Ersatz gegebenen leicht permeierenden Kaliumions hervorgerufen ist. Die unterschiedliche Wirkung des Kalium- und Kalziummangels wird erhärtet durch die Werte der Tabelle 10, in der im Hinblick auf die osmotische Zonierung der Wurzel (vgl. Abschnitt III) entsprechend den in den Abschnitten IV B und IV C gegebenen Dreiwertedarstellungen das Verhalten der Spitzen-, Minimum- und Basiszone verzeichnet ist. Die Position des Minimums ist je nach Kulturalter bzw. Wachstumsgeschwindigkeit veränderlich. In Basis- und Minimumwerten ist der Kalziummangeleffekt überall deutlich ausgebildet, in der Spitze jedoch, vor allem zu Beginn, weniger deutlich bzw. nicht vorhanden. Die Kaliwirkung verschwindet in der Extremstufe (15—16-Tagekultur) aus Basis und Minimumzone und rückt zur Spitze vor.

Überträgt man Kalimangelwurzeln in Normallösung, so steigt in der Dauerzone der osmotische Wert wieder an. In belichteten K_O-Wurzeln vom Ausgangswert 196 $\pm$ 4,8 mMol (Normalkontrolle 241 $\pm$ 4,2 mMol) fanden wir 12 Std nach Übertragung Werte um 230, nach 36 Std 235 $\pm$ 4,8 mMol. Auf eine entsprechende Herabsetzung des osmotischen Wertes in Kalziummangelwurzeln haben wir bisher nicht geprüft.

Tabelle 10. *Osmotische Werte* (mMol) *bei Kalium- und Kalziummangel in Abhängigkeit vom Kulturalter* (verschiedene Mangelgrade). In jeder Wurzel wurden 60 bis 120 Zellen vermessen.

	Spitze (2 mm)	Minimum (Lage variabel)	Basis (12—16 mm)	Zahl der Wurzeln
Kulturalter 7—8 Tage				
Normal	289 ± 5	243 ± 3	247 ± 1	je 10
Kalimangel (K 0)	268 ± 3	219 ± 2	227 ± 2	je 10
Kalziummangel (Ca/100)	279 ± 3	269 ± 4	281 ± 4	je 8
Kulturalter 11—12 Tage				
Normal	266 ± 4	233 ± 2	239 ± 2	je 10
Kalimangel	263 ± 5	202 ± 3	214 ± 4	je 9
Kalziummangel	279 ± 5	272 ± 5	289 ± 3	je 5
Kulturalter 15—16 Tage				
Normal	272 ± 5	222 ± 3	239 ± 2	je 10
Kalimangel	242 ± 6	222 ± 3	236 ± 2	je 10
Kalziummangel	282 ± 4	244 ± 3	266 ± 5	je 6

Da Daten über die genaue Zusammensetzung des Zellsaftes fehlen — der nur begrenzte Abfall bei Verdunklung (vgl. Abschnitt III, S. 440) spricht lediglich für einen ziemlich großen Anteil mineralischer Komponenten — ist eine eingehendere Deutung der vorliegenden Messungen nicht möglich. Wir beschränken uns daher auf die zunächst wesentliche, wenngleich nur deskriptive Feststellung, daß sich der osmotische Wert bei Kalium- und Kalziummangel mit einer Erniedrigung bzw. Erhöhung eindeutig *gegensinnig* verhält und ein *frühzeitig* auftretendes Mangelkennzeichen abgibt, besonders innerhalb der Dauerzone.

E. Respiratorischer Sauerstoffverbrauch.

Der Sauerstoffverbrauch der *Lemna*-Wurzeln wurde in einfachster Form manometrisch gemessen, und zwar unter Verwendung von etwa 50 Wurzeln je Manometergefäß. Die Atmungskohlensäure wurde dabei durch KOH absorbiert. Auf die Wiedergabe von Einzelheiten der manometrischen Methodik kann verzichtet werden. Bei der Auswertung der Messungen ist zu berücksichtigen, daß der O_2-Verbrauch keine konstante und leicht reproduzierbare Größe darstellt. Er hängt unter konstanten Außenbedingungen ab: 1. von der Versuchsdauer (zeitlicher Abfall bei Verdunklung in An- und Abwesenheit zusätzlicher Glukose), 2. vom Alter der Kultur, der die jungen Wurzeln für die Messung entnommen wurden (geringer zeitlicher Abfall), 3. von jahresperiodischen Einflüssen, die im Zusammenhang mit der periodisch bestimmten Wachstumsgeschwindigkeit stehen. Die periodischen Unterschiede der Atmung sind nicht durch Kohlenhydratzufuhr zu beheben; sie treten auch in Kulturen mit Glukosezusatz auf.

Wir beabsichtigen in anderem Zusammenhang auf das periodische Verhalten der so einfach organisierten *Lemna*, auf das schon H. L. White (4) hingewiesen hat, näher einzugehen. — Auch bei den Atmungsversuchen wurden möglichst Wurzeln von 15 mm Länge verwendet. Um genügend Material für einen größeren Versuchsansatz zu erhalten (es waren dazu bis zu 800 Wurzeln erforderlich), mußte der Längenbereich zum Teil auf 10—22 mm erweitert werden. Bezogen wurde auf das Trockengewicht, wobei zwecks genauerer Wägung die Wurzeln der Parallelversuche vereinigt wurden. Nicht unwesentlich ist der Hinweis darauf, daß eine Beeinflussung der Atmung durch die Bewegung der flottierenden Wurzeln in den geschüttelten Manometergefäßen nicht in Betracht kommt. Kontrollversuche, bei denen das Schütteln nur kurz vor der jeweiligen Ablesung vorgenommen wurde, zeigten keine Abweichung. Ein Schütteleffekt im Sinne von Kahl ist somit nicht vorhanden.

Wie aus Tabelle 11 ersichtlich, steigert 1% Glukose den Sauerstoffverbrauch. Da alle Wurzeln steril angezogen waren, handelt es sich dabei nicht um einen durch Bakterien hervorgerufenen Effekt. Ein solcher machte sich in glukosehaltiger Lösung frühestens 30 Std nach Ansetzen der Atmungsversuche, das nicht unter Beibehaltung steriler Bedingungen erfolgen konnte, in einem rasch zunehmendem O_2-Verbrauch bemerkbar. Die Versuche wurden daher nie so lange ausgedehnt. Nach Versuchsabschluß ergab die mikroskopische Kontrolle keinerlei Anzeichen für eine Schädigung des Materials durch die Versuchsbehandlung. Die Steigerung des O_2-Verbrauches durch Glukose ähnelt der von Emerson gefundenen und von Myers als oxydative Assimilation charakterisierten Zusatzatmung von Chlorella. Da sie rasch eintritt, bevor Glukose in merklichem Maße permeiert sein dürfte, ist zu vermuten, daß es sich um einen Oxydationsvorgang an der Zelloberfläche handelt. Ein Kohlenhydratdefizit in den *Lemna*-Wurzeln ist wohl nicht die alleinige Ursache für die Steigerung der O_2-Aufnahme durch Glukose, da eine solche nicht nur durch Kohlenhydratzufuhr bewirkt wird (s. unten); außerdem ist Stärke leicht nachweisbar. Wir haben in unseren Versuchen Vergleiche mit Glukosezusatz deshalb angestellt, um die Bedingungen für einen hohen O_2-Verbrauch möglichst zu begünstigen.

Die Ergebnisse vergleichender Messungen an Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln aus einer Versuchsserie (August-September) sind in Tabelle 11 zusammengefaßt. Die Kalimangelwurzeln aus den 9 Tage alten Kulturen zeigen noch keine Wachstumshemmung und damit auch noch keine Unterschiede in Plasmolysezeit und Harnstoffpermeabilität im Vergleich zu den Normalkontrollen, der osmotische Wert ist zu diesem Zeitpunkt in Mitte und Basis bereits deutlich erniedrigt (vgl. Tabelle 9 und 10). Bei Kalziummangel hat in diesem Zeitpunkt die Wachstumshemmung bereits begonnen und der osmotische Wert ist erhöht. Sechs Tage später, zur Zeit der zweiten Messung des Sauerstoffverbrauches, ist die Wachstumshemmung besonders bei den Kalimangelwurzeln schon recht erheblich. Die (unspezifischen) plasmatischen Mangelsymptome und die Steigerung des osmotischen Wertes

Tabelle 11. *Respiratorischer Sauerstoffverbrauch durch Kalium- und Kalziummangelwurzeln von Lemna minor.*

Die Zahlenwerte bedeuten mm^3 O_2 je 10 mg Trockengewicht und 5 Std Gesamtversuchszeit $4 \times 5 = 20$ Std. Δ % = Unterschied in Prozenten gegenüber den zugehörigen Normalkontrollen. Wachstumsdauer (WD) in Stunden für die zur Verlängerung von 2 auf 10 mm benötigte Zeit. Weitere Erklärung s. Text.

		Δ %		Δ %		Δ %		Δ %
Kulturalter 9 Tage								
Normal (WD = 22) Normal + Glukose 1%	32,5 36,9		22,1 28,9		18,0 27,0		15,9 26,8	
Kalimangel (K 0) (WD = 22)	35,3	*+9*	24,8	*+12*	24,6 ↓ 20,0	*+37* *+11*	23,4 20,0	*+46* *+26*
Kalimangel + 1% Glukose	41,6	*+13*	41,6	*+25*	37,5 ↓ 25,4	*+39* *—6*	32,5 24,7	*+21* *—8*
Kalziummangel (Ca/75) (WD = 27)	30,6	*—6*	22,7	*—2*	24,6 ↓ 17,2	*+47* *—4*	24,6 16,2	*+55* *+2*
Kalziummangel + 1% Glukose	35,5	*—4*	29,5	*+2*	32,1 ↓ 25,9	*+20* *—4*	28,5 18,4	*+6* *—33*
Kulturalter 15 Tage								
Normal (WD = 28) Normal + 1% Glukose	18,7 23,2		12,6 17,3		12,2 18,4		7,1 12,7	
Kalimangel (K 0) (WD = 80)	39,9	*+114*	25,4	*+101*	26,6 ↓ 25,5	*+118* *+109*	17,6 12,8	*+150* *+80*
Kalimangel + 1% Glukose	41,1	*+77*	30,7	*+78*	31,8 ↓ 29,8	*+73* *+62*	22,8 19,5	*+80* *+53*
Kalziummangel (Ca/75) (WD = 37)	32,7	+75	20,9	*+66*	18,5 ↓ 19,0	*+52* *+56*	11,9 10,5	*+68* *+48*
Kalziummangel + 1% Glukose	35,5	*+53*	31,6	*+82*	29,5 ↓ 31,2	*+60* *+70*	19,6 20,5	*+54* *+62*

bei Kalziummangel sind deutlich ausgeprägt; bei Kalimangel ist die Erniedrigung des osmotischen Wertes nur mehr in der Spitze festzustellen. Es sei betont, daß für die vorliegende Versuchsserie die Wachstumsgeschwindigkeiten simultan bestimmt wurden, um den jeweiligen Mangelgrad so genau wie möglich festzulegen.

Bei *beginnendem* Kalimangel (Kulturalter 9 Tage) ist eine geringe Steigerung des O_2-Verbrauches wahrnehmbar, die durch Zuckerzufuhr verstärkt wird und mit zunehmender Versuchsdauer deutlicher hervortritt. Dieser letztere Effekt ist ein relativer Anstieg infolge Verminderung des bei den Normalwurzeln ausgeprägteren zeitlichen Abfalls. Das Verhalten der Kalziummangelwurzeln ist zunächst nicht eindeutig, in den ersten Stunden ist mit und ohne Glukosezusatz eine schwache Hemmung angedeutet, die wohl innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Der zeitliche Abfall der Atmung wird wie im Falle des Kalimangels in An- und Abwesenheit von zusätzlicher Glukose hintangehalten.

Bei *stärkeren* Mangelbedingungen (Kulturalter 15 Tage) ist bei Kalium- *und* Kalziummangel der O_2-Verbrauch sehr deutlich erhöht und zwar bereits bei Versuchsbeginn. Es liegt somit eine für beide Mangeltypen *gleichsinnige* Absolutsteigerung vor, zu deren Auslösung es keines Kohlenhydratzusatzes bedarf. Der Anstieg bei Gegenwart von Glukose ist sogar etwas geringer. Die gleichsinnige Steigerung des O_2-Verbrauches bleibt auch über eine längere Versuchszeit erhalten,

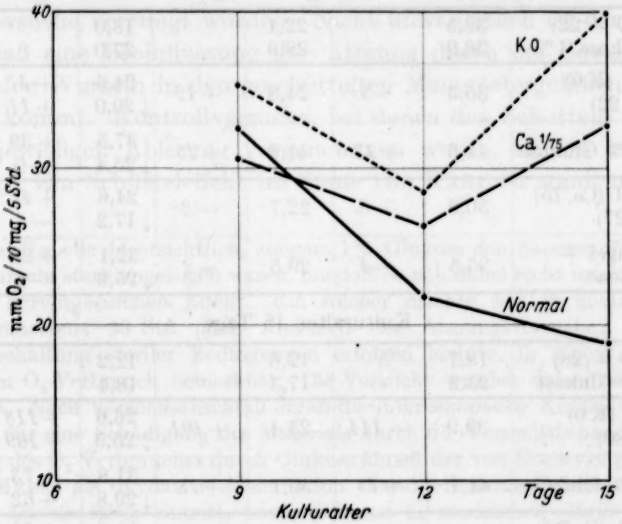


Abb. 11. Respiratorischer Sauerstoffverbrauch von Normal-, Kalimangel- und Kalziummangelwurzeln aus verschieden alten Kulturen (zunehmende Mangelgrade). Versuchszeit 5 Std, Temperatur 20° C, Wachstumshemmung bei K 0 ab 10. Tag, bei Ca/75 ab 5.—6. Tag.

woran die Hemmung des zeitlichen Abfalls einen vergleichsweise geringeren Anteil hat als im Falle der jüngeren Kulturen.

Es interessierten uns im Zusammenhang mit den beobachteten Mangeleffekten noch 2 Spezialfragen:

1. Die *Reversibilität* der beobachteten Steigerung des O_2-Verbrauchs mit besonderem Hinblick auf unsere früheren Befunde an Chlorella, nach denen sich die bei Mangelzellen aufgefundenen ersten Stoffwechseleffekte zum Teil als kurzfristig reversibel erwiesen hatten (Pirson). Die Reversibilitätsprüfung wird bei *Lemna* freilich mehr noch als bei Chlorella dadurch erschwert, daß eine zeitliche Verzögerung etwa zu erwartender Effekte durch eine begrenzend geringe Permeabilität für das zuzuführende Mangelion nicht auszuschließen ist. Wir haben in der Versuchsreihe der Tabelle 11 an den durch Pfeile gekennzeichneten Zeitpunkten das jeweils fehlende Kalium oder Kalzium als Chlorid zu-

gegeben. Obwohl uns hierzu noch kein größeres Versuchsmaterial zur Verfügung steht, können wir doch eine im Bereich der Meßgenauigkeit als spontan zu bezeichnende Normalisierung beobachten, die zum Teil zur vollständigen Beseitigung des vorher bestehenden Mangelverhaltens führt. Bei ausgeprägtem Kalimangel ist eine Reversibilität noch bemerkbar, wenn hier auch eine partielle Fixierung des Mangelzustandes stattgefunden zu haben scheint; starker Kalziummangel führt zu einer irreversiblen Erhöhung des O_2-Verbrauches.

2. Der *genaue Zeitpunkt des Einsetzens* der Atmungssteigerung im Vergleich zu anderen Mangelsymptomen. Diese Frage läßt sich nur bei Kalimangel behandeln, weil nur hier die Wachstumsgeschwindigkeit zunächst unverändert bleibt. Um sicher in diesem Frühstadium zu arbeiten, haben wir Wurzeln aus einer Kultur mit geringem Kalizusatz (K/200) nach 12 Tagen Kulturdauer gesondert untersucht und zwar zu verschiedenen Jahreszeiten. Bei diesem Anfangskaligehalt ist wenigstens in dem Wintermaterial eine Wachstumshemmung mit Sicherheit auszuschließen. Tabelle 12 läßt noch besser als der Versuch mit K0-Material (Tabelle 11) die frühzeitige Steigerung des O_2-Verbrauches bei beginnendem Kalimangel erkennen; auch hier ist der Effekt bei Glukosezusatz deutlicher.

Tabelle 12. *Respiratorischer O_2-Verbrauch von Lemna-Wurzeln bei geringen Kaligaben* (K/200). *Mangelstadium vor Beginn der Wachstumshemmung.* O_2-Verbrauch in mm^3 O_2 je 10 mg Trockengewicht und 5 Std.

	Kulturdauer 12 Tage 24. 1. 49		Kulturdauer 12 Tage 4. 6. 49	
Normalwurzeln	22,5		31,8	
Normalwurzeln + 1% Glukose	23,7		36,1	
Kalimangelwurzeln (K/200)	26,4	*+18*	33,3	*+5*
Kalimangelwurzeln (K/200) + 1% Glukose	31,0	*+31*	45,0	*+24*

An dieser Stelle ist die Möglichkeit zu erörtern, daß die beobachtete Gaswechselsteigerung etwa durch Änderung der Bezugsgröße, d. h. durch Trockengewichtsabnahme vorgetäuscht ist. Daran ist vor allem bei den geringen Ausschlägen im Mangelbeginn zu denken. Das wichtigste Argument gegen diese Deutung bildet die Reversibilität der Effekte, die wir zunächst gerade im Hinblick auf die Bezugsgrößenfrage geprüft haben. Eine Abnahme des Trockengewichts bei beginnendem Kalimangel ist auch insofern unwahrscheinlich, als WHITE (1) für *Lemna* umgekehrt eine Trockengewichtszunahme als Kalimangelkennzeichen beschreibt, welche in erster Linie auf Stärkeanreicherung beruht. Qualitativ (Jodprobe) zeigen auch unsere Wurzeln eine Tendenz zur Stärkevermehrung bei zunehmendem Kalimangel, wenngleich der Effekt nicht so ausgeprägt ist, wie von WHITE für die Schwimmtriebe angegeben. Bei Kalziummangel lassen sich mikroskopisch ebenfalls keine Anzeichen für eine Substanzabnahme finden. Hier würde die Erhöhung des osmotischen Wertes eher für eine Tendenz

zur Trockengewichtszunahme sprechen[1]. — Starke Steigerungen des O_2-Verbrauchs in der Größenordnung von 100% dürften sicher reell sein, weil eine entsprechende Trockengewichtsabnahme in den durchaus intakten Mangelwurzeln kaum vorstellbar ist. Eine andere Frage betrifft die etwaige Veränderung des respiratorischen Quotienten; wenn diese auch nur unter Extrembedingungen akut werden dürfte, ist doch hierzu eine weitere Untersuchung erforderlich.

Abb. 11 zeigt das gleichsinnige Atmungsverhalten der Mangelwurzeln aus drei verschiedenen alten Kulturen, d. h. bei zunehmenden Mangelgraden und nur 5stündiger Versuchsdauer ohne Glukosezusatz. Die geringe Überlegenheit der Normalwurzeln gegenüber den Kalziummangelwurzeln bei der jüngsten Kultur halten wir nicht für gesichert. (Erhöhung des Trockengewichtes bei beginnendem Ca-Mangel, vgl. [1].)

Die genaue Bestimmung eines Atmungsgradienten innerhalb der *Lemna*-Wurzel scheiterte an der Unmöglichkeit, genügend einheitliches Material der einzelnen Wachstumszonen für die manometrische Messung in kurzer Zeit zusammenzubringen. Ein solcher Versuch wäre zudem in der Auswertbarkeit sehr beschränkt sowohl durch den Einfluß von Wundeffekten beim Zerlegen der Wurzel in zahlreiche Einzelabschnitte als auch wiederum durch die Schwierigkeit eine geeignete Bezugsgröße zu finden. Das Trockengewicht ist bekanntlich hierfür kaum geeignet; eher könnte man den Eiweiß-N wählen, obwohl auch dagegen natürlich Einwendungen zu machen sind. Daß junge Gewebe eine höhere Atmung aufweisen als ältere, wird sicherlich zu Recht allgemein angenommen. Wieweit zwischen der meristematischen und der Streckungszone Differenzen bestehen, ist jedoch erheblich schwerer zu beurteilen.

Tabelle 13. *Respiratorischer Sauerstoffverbrauch von Lemna-Wurzeln in Wachstums- und Dauerzone* (mm^3 O_2 je 10 mg Trockengewicht in 5 Std).

Spitze (bis 6 mm)	35,4
Basis (6—15 mm)	24,4
Wurzeln unzerteilt	33,9
Spitze + Basis	29,7

Wir haben zur Orientierung den Sauerstoffverbrauch von Spitzen- und Basispartien 15 mm langer *Lemna*-Normalwurzeln gemessen. Auf Trockengewicht bezogen ergeben sich die Werte der Tabelle 13. Die Spitzenpartien sind bis 6 mm lang, enthalten also noch den Bereich der

[1] *Anmerkung bei der Korrektur:* Nachträglich ausgeführte Trockengewichtsbestimmungen ergaben für 1 m Wurzellänge folgende Werte in mg:

	Kulturalter 8 Tage (durchschnittliche Wurzellänge jeweils 15 mm)	Kulturalter 15 Tage (durchschnittliche Wurzellänge 12 mm)
Normal	1,36	1,50
K 0	1,35	1,40
Ca/75	1,45	1,60

Die Anfangssteigerungen des O_2-Verbrauchs sind somit tatsächlich nicht durch Bezugsgrößenverringerung vorgetäuscht.

Streckungszone, die Basisstücke dagegen die Dauerzone. Der erhöhte O_2-Verbrauch der wachsenden Partien dürfte hier reell und wohl nicht einfach durch die vergleichsweise geringere Beteiligung von Ballastsubstanzen am Trockengewicht (Zellwände usw.) vorgetäuscht sein. Zum Vergleich seien einige entsprechende Messungen an Blättchen von *Helodea densa* wiedergegeben, die uns aus bisher unveröffentlichtem Versuchsmaterial vorliegen (Tabelle 14).

Tabelle 14. *Respiratorischer O_2-Verbrauch in Blättchen von Helodea densa.* (mm^3 O_2 je 10 mg Trockengewicht in 5 Std.)

1. Ganze Blättchen in verschiedenem Abstand vom Vegetationspunkt.

0—1 cm (nur oben grün)	128
1—2 cm (Basis farblos)	89
$2^1/_2$—$3^1/_2$ cm	45
11—14 cm	50

2. Junge Blättchen (1 cm unter dem Vegetationspunkte) zerteilt.

Untere Abschnitte (farblos)	105
Obere Abschnitte (hellgrün)	60
Unzerteilte Blättchen	90

V. Besprechung der Ergebnisse.

Die Wahl eines Versuchsobjektes mit so ausgeprägter physiologischer Zonierung, wie sie in der *Lemna*-Wurzel gegeben ist, scheint die Untersuchung der Symptome des Mineralsalzmangels zunächst unnötig zu erschweren. Ein Pflanzenmaterial mit homogenen Zell- oder Gewebspartien, welches zugleich alle für die vorgesehene vergleichende Untersuchung zu fordernden Voraussetzungen in der eingangs erwähnten Kombination erfüllt, haben wir jedoch bisher nicht gefunden. Das Vorhandensein eines Altersgradienten bietet auf der anderen Seite die Möglichkeit, die Mangelerscheinungen mit den im Verlauf des Alterns normaler Zellen auftretenden Effekten in Vergleich zu setzen. In diesem Sinne haben wir die bei Kalimangel, Kalziummangel und im Altersverlaufe beobachteten Symptome des allgemein plasmatischen Bereiches, des osmotischen Wertes und des O_2-Verbrauches als eines stoffwechselphysiologischen Faktors so zusammengestellt, wie sie sich auf den ersten Blick darbieten. Unter „alternd" sind dabei solche Zellen verstanden, die nach Abschluß des Streckungswachstums, also in einem noch voll vitalen Zustand und weit entfernt von prämortalen Erscheinungen, die angegebenen Kennzeichen in zunehmendem Maße entwickeln (Tab. 15).

Tabelle 15.

	Kaliummangel	Kalziummangel	Alternde Zellen
Plasmolysezeit in Glukose	verkürzt	verkürzt	verkürzt
Deplasmolysezeit in Harnstoff	verkürzt	verkürzt	verkürzt
Osmotischer Wert	erniedrigt	erhöht	erhöht
Respiratorischer O_2-Verbrauch	erhöht	erhöht	erniedrigt

Eine einzelne positive oder negative Korrelation zweier Faktoren gestattet für sich allein betrachtet natürlich keinen Schluß auf etwa bestehende Kausalzusammenhänge. Bei Koinzidenz der betreffenden Größen unter verschiedensten Bedingungen erhöht sich die Wahrscheinlichkeit einer zwangsläufigen Abhängigkeit. Wesentlich ist ferner die Berücksichtigung des zeitlichen Auftretens der Symptome, d. h. die Betrachtung der verschiedenen Alters- und Mangelstufen, auf die obenstehende Zusammenstellung zunächst keinen Bezug nimmt.

Wir betrachten unter diesen Gesichtspunkten zunächst die plasmatischen Faktoren. Die Plasmolysezeit in Glukose glauben wir bei unserem Objekt mit einiger Sicherheit als ein relatives Maß für die Viskosität und weiterhin wohl auch im Sinne von Kessler und Ruhland, sowie Paech, Stocker und Mitarbeitern, ferner H. Fischer für den Hydratationsgrad von Zytoplasmakomponenten, insbesondere den Eiweißanteil, ansehen zu dürfen. Der zytoplasmatische Wandbelag der *Lemna*-Zellen ist — wenigstens außerhalb des meristematischen Bereiches — so zart, daß ein wesentlich verschiedenes Verhalten von Binnenplasma und Randzone sich kaum bemerkbar machen dürfte und wohl außer Betracht gelassen werden kann. — Der Schluß von Kalchhofer, daß bei ihren Versuchsobjekten *(Helodea, Tradescantia, Vicia Faba)* Kalimangel die Plasmaviskosität erhöhe, Kalziummangel dagegen herabsetze, trifft für die *Lemna*-Wurzel nicht zu. Für ein gegensinniges Verhalten beider Ionen im Mangelbereich ergeben sich keine Anhaltspunkte. Es sei dazu bemerkt, daß auch Kalchhofer im Falle des Kaliummangels eine Erhöhung der Plasmolysezeit *über den Normalwert hinaus* nicht festgestellt hat. Kritisch zu betrachten ist nun vor allem die Frage der Spezifität der gleichsinnigen plasmatischen Mangelsymptome bei Kalium- und Kalziumdefizit. Hier ist besonders wichtig die Tatsache, daß eine Plasmolysezeitveränderung nicht nachweisbar ist, solange das Wurzelwachstum noch normal verläuft. Im gleichen Sinne, wie an Normalwurzeln unter verschiedenen Umständen (Alter der Kultur, jahresperiodische Einflüsse) eine Verlangsamung des Wachstums stattfindet und im Zusammenhang damit eine Verschiebung des plasmatischen Gradienten in Richtung der Wurzelspitze und eine Nivellierung der Plasmolysezeitdifferenzen, wird auch mit Einsetzen der Wachstumshemmung durch Kali- und Kalziummangel der Gradient beeinflußt. Die Plasmolysezeitmessung ist immerhin genügend genau, um sogar die etwas eher beginnende Wachstumshemmung durch Kalziummangel aufzuzeigen (vgl. Abb. 8). Es ergibt sich, daß infolge dieser unterschiedlichen Gradientenverschiebung und -verflachung beim Vergleich von Zellen aus demselben Wurzelbereich falsche Schlüsse bezüglich verschiedenartiger Ionenwirkungen vorkommen können. Die Punkte A, B und C dreier Wurzeln im beistehenden Schema (vgl. Abb. 8) würden

auch für *Lemna* genau das Bild ergeben, das sich KALCHHOFER von einer spezifischen Wirkung des Kalium- und Kalziummangels macht. Sie sind jedoch nichts anderes als Kennpunkte einer *verschieden weit fortgeschrittenen gleichartigen plasmatischen Veränderung, die rein deskriptiv mit verschiedenem Alterszustand charakterisiert werden kann.* Wenn somit Kalzium- und Kaliummangelzellen nichts anderes zeigen als frühzeitige Alterserscheinungen (erniedrigte Viskosität, vermindertes Wasserbindungsvermögen), so ist man nicht berechtigt, von spezifischen Ioneneffekten zu sprechen, die man als Ausgangspunkt einer Kausalreihe von Mangelerscheinungen einsetzen könnte. Daß das offenbar sekundäre Mangelsymptom einer Viskositätserniedrigung mit dem entsprechenden

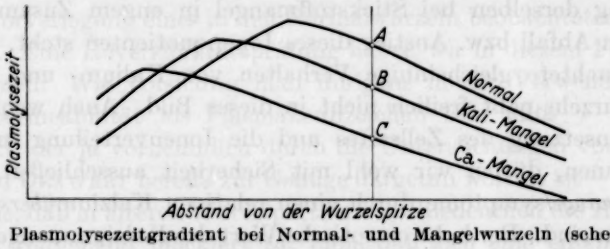


Abb. 12. Plasmolysezeitgradient bei Normal- und Mangelwurzeln (schematisch.)

Altersfaktor normaler Zellen wesensgleich ist, wird im Falle des Kaliummangels auch dadurch nahegelegt, daß eine rückläufige Erhöhung der Plasmolysezeit in den Mangelzellen durch Kaliumzusatz kurzfristig nicht herbeigeführt werden konnte.

Eine andere Frage ist, welche Primärvorgänge — der mikroskopischen Beobachtung unzugänglich — den eigentlichen Anlaß zu der Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit geben. Man kann sich vorstellen, daß dieselbe bei Kalzium- und Kaliummangel auf verschiedenen Wegen zustande kommt, etwa durch gegensinnig verlaufende Änderungen an Spezialstrukturen, die zu der apparenten Viskosität des Gesamtplasmas in keiner kausalen Beziehung stehen. Ist einmal der Mechanismus der Wachstumshemmung „angestoßen", so könnte er auf „vorgeschriebenem" Wege das protoplasmatische Erscheinungsbild frühzeitigen Alters unabhängig davon herbeiführen, ob der primär auslösende Faktor Kalzium- oder Kaliummangel gewesen ist. Eine einfache Deutung dieser Art wäre mit der Annahme gegeben, daß eine unter Umständen gegensinnige Primärwirkung nur an Kernstrukturen ansetzt und die Wachstumsverlangsamung zunächst in einer Teilungshemmung und Meristemverkürzung besteht (die auch tatsächlich beobachtet wird, vgl. Tabelle 3). Diese Frage bedarf einer genauer detaillierten Untersuchung.

H. FISCHER hat kürzlich im Zusammenhang mit der protoplasmatischen Untersuchung alternder Zellen und Gewebe Angaben über die Plasmolyseformveränderung beim Altern normal ernährter Objekte veröffentlicht. Unsere Ergebnisse stimmen mit den diesbezüglichen Befunden im

wesentlichen überein. Orientierende Versuche über das Verhalten der Plasmolyseform in der *Lemna*-Wurzel bei Kalimangel führen auch Fischer zur Auffassung, daß hier nichts anderes als ein verfrühtes Altern vorliege. Daß bei Kalimangel und Altern mehr als eine äußerliche Koinzidenz des plasmatischen Verhaltens vorliegt, schließt Fischer aus seinen Analysendaten, die für verschiedene Versuchsobjekte (Wasser- und Landpflanzen) mit zunehmendem Organalter ein Absinken des Quotienten K:Ca (relativer Kaliumschwund) erkennen lassen. Dies steht mit den Ansichten anderer Autoren in Einklang. So nehmen Schmidt, Diwald und Stocker an, daß die auch von ihnen beobachtete Viskositätserniedrigung bei Kalimangel (Getreidepflanzen) ebenso wie eine Steigerung derselben bei Stickstoffmangel in engem Zusammenhang mit einem Abfall bzw. Anstieg dieses Ionenquotienten steht. Das von uns beobachtete gleichsinnige Verhalten von Kalium- und Kalziummangelwurzeln paßt freilich nicht in dieses Bild. Auch wenn wir die Zusammensetzung des Zellsaftes und die Ionenverteilung im Plasma nicht kennen, dürfen wir wohl mit Sicherheit ausschließen, daß die Kalzium*mangel*symptome durch einen relativen Kalzium*überschuß* hervorgerufen sind. Der hohe osmotische Wert der Kalziummangelwurzeln, die ja notwendigerweise bei relativ hohem Kaliumgehalt angezogen sind, spricht eher für ein besonders hohes Verhältnis K:Ca. Der mit der Wachstumshemmung verbundene Ablauf des protoplasmatischen Alterns wird dadurch offenbar in keiner Weise beeinflußt. — Fischer hat bereits auf die Unstimmigkeit hingewiesen, die sich beim Vergleich der durch starken Kaliüberschuß bewirkten Tendenz zur konvexen Plasmolyseform und der auf relativen Kalziumüberschuß zurückgeführten Konvexplasmolyse alternder Zellen ergibt. Auf Grund unserer Beobachtung an Kalziummangelzellen sind wir geneigt, die generelle Bedeutung des Quotienten K:Ca für die Plasmaviskosität noch zurückhaltender zu beurteilen, als es Fischer selbst in seiner zweiten Mitteilung tut.

Ohne hier in eine ausführliche Diskussion über die Ursachen des Alterns pflanzlicher Zellen eintreten zu wollen, wie sie unter gründlicher Auswertung des Schrifttums besonders von Paech und H. Fischer (2) geführt wird, möchten wir doch beiläufig die Kritik unterstreichen, die Fischer hinsichtlich der von ihm durchgeführten analytischen Erfassung des Gesamtbestandes an Kalium- und Kalziumionen und deren Wert für die kausalanalytische Deutung plasmatischer Effekte äußert. Die Voraussetzung, daß ein aus Aschenanalysen ermitteltes Ionenverhältnis auf Grund einfacher Gleichgewichtsbeziehungen in vivo den Ionenbestand am Wirkungsort, d. h. an den maßgeblichen Plasmastrukturen, wiedergibt, dürfte selten erfüllt sein. So kann eine Kalziumspeicherung in der Membran oder auch eine adsorptive Bindung des Kaliums in der Zellwand (Holm-Jensen und Mitarbeiter) die Verhältnisse komplizieren. Kalium ist nach Olsen (1948) in Blättern auch an Plasmabestandteile relativ fest gebunden, wenn auch durch Kalziumionen verdrängbar. — Beim Eintreten von Mangelbedingungen im Außenmedium könnte das Plasma gegenüber der Vakuole die Fähigkeit selektiver Adsorption betätigen; der Zellsaft

wäre dann als Ionenreservoir zu betrachten, welcher dem Plasma auch unter Mangelbedingungen eine Zeitlang noch zur Aufrechterhaltung eines notwendigen Minimalbestandes an Ionen verhelfen könnte. Aschenanalysen werden solchen Verhältnissen natürlich nicht gerecht. Andrerseits bringt der Verzicht auf Analysendaten eine erhöhte Unsicherheit in der Bewertung von Mangelzuständen mit sich.

Beziehen wir die *Harnstoffpermeabilität* in die Betrachtung ein, so ist zunächst deren weitgehende Parallelität zum Verhalten der Plasmolysezeit in Normal- und Mangelwurzeln hervorzuheben. Im Bereich der jüngeren Wurzelpartien scheinen beide Größen von demselben plasmatischen Faktor gleichsinnig bestimmt zu sein. Auch die Harnstoffpermeabilität läßt bei fortschreitendem Kali- und Kalziummangel nichts anderes erkennen, als die mit der Wachstumshemmung konform verlaufende Vorverlegung eines in den Normalwurzeln beobachteten Alterssymptoms. Eine Reversibilitätsprüfung haben wir in diesem Fall nicht vorgenommen. Wie vorsichtig man übrigens in der Verwendung der Harnstoffpermeabilität als Plasmakennzeichen sein muß — ein Gesichtspunkt, der ja vornehmlich durch die Untersuchungen von Bogen (1 u. 2) und Drawert bereits zur Genüge dargetan worden ist — erkennt man daraus, daß in älteren Wurzelpartien verschiedentlich die Harnstoffaufnahme weitgehend blockiert ist, ohne daß sich eine entsprechende Parallelveränderung im Verhalten der Plasmolysezeit erkennen ließe. Beide Größen können sich somit am gleichen Objekt parallel und divergent verändern.

Daß der *osmotische Wert* bei Kalimangel erniedrigt, bei Kalziummangel erhöht ist, kann nach genauem Vergleich mit der osmotischen Alterszonierung als jeweils gesichertes Mangelsymptom bewertet werden. Wir befinden uns hier wiederum nicht mit Kalchhofer in Übereinstimmung, die keine bemerkenswerten Differenzen im osmotischen Wert registriert. Eine Erniedrigung der Zellsaftkonzentration bei Kalimangel haben dagegen auch Schmidt, Diwald und Stocker gefunden. — Für sich allein betrachtet, entspricht das Verhalten des osmotischen Wertes durchaus den Erwartungen, soweit man solche in Unkenntnis der Zellsaftzusammensetzung äußern darf. Da offenbar die mineralischen Bestandteile stark überwiegen und bei Mangelbeginn starke Konzentrationsveränderungen gelöster organischer Komponenten noch nicht wahrscheinlich sind, ist die Annahme naheliegend, daß niedriger Kaligehalt im Außenmedium und entsprechend hoher relativer Kalziumgehalt die Aufnahme von Ionen (besonders von Kalium) herabsetzt, während dieselbe im reziproken Falle gefördert wird. Dabei braucht keine gegenläufige Veränderung der Salzpermeabilität des Plasmas durch das Außenmedium mitzuspielen, obwohl eine solche natürlich beteiligt sein kann. — Die gegensinnigen osmotischen Symptome sind die ersten, welche die Mangelwurzeln von den Normalkontrollen sicher zu unterscheiden gestatten. Daraus zu schließen, daß die Wachstumshemmung unter

Mangelbedingungen in dem Augenblick einsetzt, wo die Zellsaftkonzentration die oberste bzw. unterste Grenze einer zuträglichen Spanne erreicht hat, ist schon deshalb unmöglich, weil die Konzentrationsverschiebung in den ausgewachsenen Zellen beginnt und sich zur Zeit des Einsetzens der Wachstumshemmung in der Spitzenzone noch kaum ausgebildet hat. — Die plasmatischen Verhältnisse sind vom osmotischen Wert des Zellsaftes innerhalb des hier in Frage kommenden Bereiches weitgehend unabhängig. Dies äußert sich besonders darin, daß sich die Plasmolysezeit *unbeeinflußt von der divergierenden Zellsaftkonzentration* bei Kali- und Kalziummangel gleichsinnig verhält. Konzentrationsunterschiede im Bereich von 200—280 mMol sind offenbar nicht in der Lage, in die unter Mangelbedingungen eintretenden (sekundären) Veränderungen der Plasmahydratation auf osmotischem Wege einzugreifen [vgl. dazu H. Schmidt (2)]. Daß ein verschiedener Hypertoniegrad des Plasmolytikums Glukose in dem durch die osmotische Längszonierung gegebenen Konzentrationsbereich die Plasmolysezeit nicht merklich beeinflußt, zeigt auf andere Weise die Unempfindlichkeit der Wasserbindung im Plasma der *Lemna*-Wurzelzellen gegenüber mäßigen Konzentrationsdifferenzen im umgebenden Lösungsbereich (vgl. S. 438).

Für die generelle Charakterisierung der Kali- und Calciummangelwurzeln als frühzeitig „alternde" Organe ergeben sich Schwierigkeiten, wenn man ihr *respiratorisches* Verhalten in Betracht zieht. Daß ausgewachsene Zellen, solange sie sich noch nicht einem prämortalen Zustand nähern, eine geringere Atmung aufweisen als die Zellen der Wachstumszone, dürfte erwiesen sein (Literatur hierzu bei Kostytschew und Neubauer) und wird auch durch unsere Messungen bestätigt, wiewohl dieselben wegen der unsicheren Bezugsgröße quantitativ nicht befriedigen können. Die Hemmung des O_2-Verbrauches ist in den alternden Zellen begleitet von einer Abnahme der Plasmolysezeit, die gewöhnlich als Hydratationsverminderung gedeutet wird. Ein entsprechend konformes Verhalten von O_2-Verbrauch und Plasmolysezeit beobachtet man auch beim Vergleich von Normalwurzeln aus jungen und alten Kulturen und von Frühjahrs- und Herbstmaterial. Ebenso nimmt bei vielstündigem Verdunkeln der O_2-Verbrauch normaler Wurzeln unabhängig von der Kohlenhydratversorgung ebenso ab wie die Plasmolysezeit (Vergleich von Tabelle 6 und 11). Legen diese Fälle eine kausale Verknüpfung von erniedrigter relativer Viskosität (Abnahme der Hydratation) mit Verringerung der Atmungsintensität nahe, so stellt andererseits zunehmender Kalium- und Kalziummangel einen Zustand her, bei dem die mit der Wachstumshemmung eintretende Viskositätserniedrigung von einer *Steigerung* des Sauerstoffverbrauches begleitet ist. Dabei setzt die Reaktion des Atmungsmechanismus bei Kalimangel bereits vor der Plasmolysezeitverkürzung (Wachstumshemmung) ein,

während er bei Kalziummangel erst später anzusprechen scheint. Unsere Befunde liefern also einen experimentellen Hinweis darauf, daß die für die Atmungsintensität verantwortlichen *Spezialstrukturen* durch Faktoren der Mineralsalzernährung *unabhängig* vom allgemein plasmatischen Verhalten verändert werden können. Wenn überhaupt beim Altern von normal ernährten *Lemna*-Wurzeln eine enge Verbindung zwischen den durch Methoden der Protoplasmatik erfaßbaren Plasmagrößen und der Atmungsintensität besteht, so wird dieselbe unter den Bedingungen des einsetzenden Kalium- und Kalziummangels jedenfalls gelöst. Dehnt man die Beurteilung des Alterszustandes über den Bereich allgemein plasmatischer Faktoren auf das Gesamtverhalten der Zelle aus, dann ist man nicht berechtigt, die Mangelwurzeln als „alt" zu bezeichnen. Die Atmung der Mangelwurzeln trägt im „alten" Plasma eher „junge" Züge! — Die Beeinflussung der für die Atmung (und eventuell auch andere Stoffwechselvorgänge) maßgeblichen Feinstrukturen, die der Messung mit den üblichen plasmatischen Methoden nicht zugänglich sind, führt bei Kalium- und Kalziummangel nicht zu gegensinnigen, sondern gleichgerichteten Effekten. Will man die Ursachen solcher Stoffwechseländerungen erörtern, so wird man den Augenmerk besonders auf die Wirkungen beider Ionen bei einzelnen Fermentvorgängen richten. Neuerdings haben z. B. Buchanan und Mitarbeiter gefunden, daß die Glykogensynthese in Leberschnitten ein Optimum beim molaren Verhältnis K : Ca = 14,5 : 1 aufweist. Die Verlangsamung des Vorganges bei Veränderung der Ca^{++}- *oder* K^{+}-Gabe kann auf einer gegensinnigen Veränderung wirksamer Oberflächen beruhen, obwohl kein zwingender Grund zu einer solchen Annahme gegeben ist. Entsprechendes gilt für die gleichsinnige Atmungsbeeinflussung in *Lemna* bei Kalium- und Kalziummangel. Auch hier mag der normale Atmungsverlauf an ein bestimmtes K : Ca-Verhältnis im Bereich der maßgeblichen Strukturen gebunden sein; jede Verschiebung dieses Verhältnisses würde dann in diesem Falle eine Steigerung der Atmung über den Normalbetrag hervorrufen. Ob dafür eine beiderseits vom Normalverhältnis eintretende subvisible Strukturveränderung (z. B. Hydratationsbeeinflussung) gleicher oder gegensätzlicher Art verantwortlich zu machen wäre, muß vorerst offen bleiben.

Ein teleologischer Seitenblick mag eine Zweckmäßigkeit der durch den Ionenmangel ausgelösten Atmungssteigerung plausibel machen. Die erhöhte respiratorische Leistung könnte dazu dienen, die größere Konzentrationsarbeit bei der Ionenanreicherung aus dem Mangelmedium zu ermöglichen.

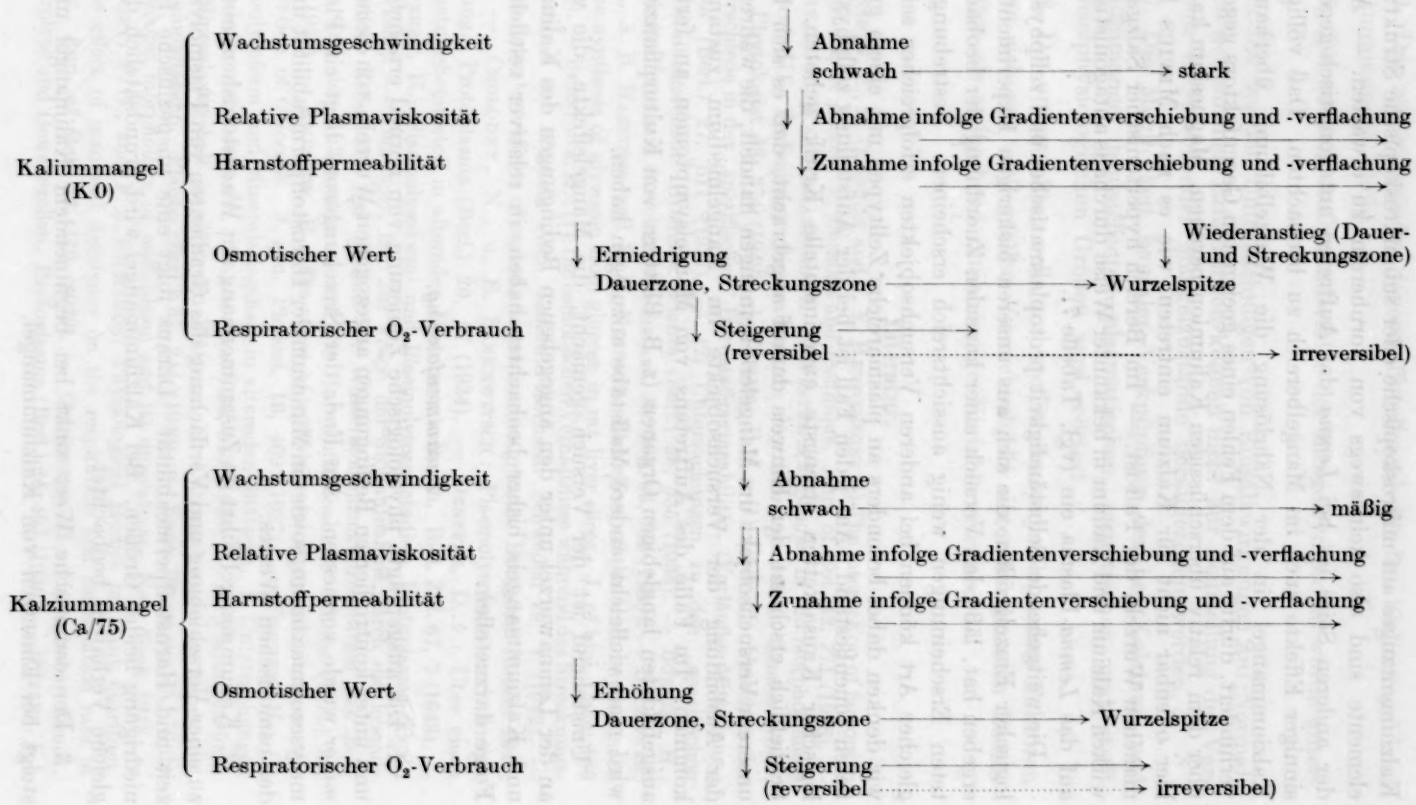
Eine Steigerung der Atmung bei Kalimangel ist schon verschiedentlich festgestellt worden (z. B. Gregory und Richards, Richards, Sugawara). H. L. White hat bei der Bearbeitung der Stoffbilanz von *Lemna* unter Kalimangelbedingungen unter anderem auch die Möglichkeit einer Atmungssteigerung erwogen. Bei der von Pirson (1, 2)

beschriebenen Steigerung der Atmung von *Chlorella* scheint es sich um dasselbe Symptom zu handeln, wiewohl die Befunde an einzelligen Algen nur mit Vorsicht auf höhere Pflanzen zu übertragen sind. Bei *Lemna* und *Chlorella* besteht im Zustand beginnenden Kalimangels Reversibilität des Mangeleffektes. Ein Vergleich von Kalziummangel bei *Chlorella* und *Lemna* läßt sich wegen des außerordentlich niedrigen Kalziumbedarfes der ersteren (Stegmann) nicht anstellen.

White (3) betrachtet das Wachstum der *Lemna*-Wurzel allgemein als Indikator für stoffwechselphysiologische Mangelsymptome innerhalb der Schwimmtriebe, insbesondere für eine Verschiebung in der Kohlenstoff-Stickstoffbilanz. Man könnte daraus schließen, daß die Mangelerscheinungen in der Wurzel nur indirekt auf dem Wege über die Triebe zustande kommen, die Mangelwurzeln also trotz unmittelbaren Kontakts mit der Nährlösung keine spezifischen Defekte entwickeln. Eine so extreme Vorstellung ist jedoch kaum zutreffend. Wie der osmotische Wert und das respiratorische Verhalten zeigen, sind Mangelwurzeln durchaus nicht mit gehemmten Normalwurzeln zu identifizieren. Daß der Kalium- und Kalziummangel seinen Ausgang nimmt von Veränderungen stoffwechselphysiologischer Größen, bzw. von den für diese Vorgänge maßgeblichen Strukturelementen (also insbesondere von Atmung und Photosynthese), halten wir auch unsererseits für wahrscheinlich; doch sei betont, daß solche Primäreffekte auch *in der Wurzel selbst* auftreten müssen, wenn dieselbe, wie unter unseren Kulturbedingungen, mit einer großen Chloroplastenzahl und erheblichem Assimilationsüberschuß über eine eigene Kohlenhydratbilanz verfügt. Wir haben auch bisher keinen Anhaltspunkt dafür gefunden, daß die Mangelsymptome in Trieben und Wurzeln verschieden sind; bei der Interferenz von Mangel- und Alterserscheinungen sind die Verhältnisse in der Wurzel jedoch viel übersichtlicher, weshalb wir uns nach längeren Vorversuchen zunächst auf dieselbe beschränkt haben. Wir beabsichtigen in anderem Zusammenhang näher auf die Korrelation Wurzel-„Sproß" bei *Lemna* unter Normal- und Mangelbedingungen näher einzugehen.

Die verbreitete Auffassung, die physiologische Rolle der Kalium- und Kalziumionen sei durch Formulierungen wie „quellende" und „entquellende" Wirkung u. dgl. hinreichend gekennzeichnet, verkennt durchaus die Problematik dieser Ionenwirkungen. Das Ergebnis einseitiger Ionenzufuhr oder gar eines Ionenentzuges läßt sich bei dem komplizierten System des Protoplasmas mit seinen vielen Spezialstrukturen bisher keinesfalls voraussagen. Treten doch schon an einfachen Modellen oft unerwartete Effekte auf, z. B. die Quellung von Gelatine in Lösungen von Kalziumchlorid (Frey-Wyssling, S. 101). Man hat unter anderem zu berücksichtigen, daß der verschiedenen Valenz von K^+ und Ca^{++}, die für die entladende Wirkung der Ionen maßgeblich ist, ein großer Unterschied in der Hydratation der beiden Ionen gegenübersteht; bei K^+ kommen im Relativmaß auf ein Ion 0,9, bei Ca^{++} dagegen 22 Wassermoleküle, der verschiedene Radius der hydratisierten Ionen wird durch die Relativzahlen 1,88 bzw. 4,78 ausgedrückt[1]. Gegensinnige Wirkungen eines einseitigen Kalium- und

[1] Herrn Prof. Frey-Wyssling danken wir für die freundliche Mitteilung dieser Daten.


Kaliummangel (K 0)
Wachstumsgeschwindigkeit
Abnahme
schwach
stark
Relative Plasmaviskosität
Abnahme infolge Gradientenverschiebung und -verflachung
Harnstoffpermeabilität
Zunahme infolge Gradientenverschiebung und -verflachung
Osmotischer Wert
Erniedrigung
Wiederanstieg (Dauer- und Streckungszone)
Dauerzone, Streckungszone
Wurzelspitze
Respiratorischer O_2-Verbrauch
Steigerung
(reversibel
irreversibel)
Kalziummangel (Ca/75)
Wachstumsgeschwindigkeit
Abnahme
schwach
mäßig
Relative Plasmaviskosität
Abnahme infolge Gradientenverschiebung und -verflachung
Harnstoffpermeabilität
Zunahme infolge Gradientenverschiebung und -verflachung
Osmotischer Wert
Erhöhung
Dauerzone, Streckungszone
Wurzelspitze
Respiratorischer O_2-Verbrauch
Steigerung
(reversibel
irreversibel)

Kalziumentzuges auf mikroskopische oder submikroskopische Strukturelemente sind also keineswegs von vornherein zu erwarten. — Auf der anderen Seite ist bei *Lemna* das Auftreten antagonistisch-gegensinniger Effekte auch im Mangelbereich zu beobachten. Daß völliger Kalziummangel in der Nährlösung die Wurzelbildung überhaupt verhindert, dürfte auf dem Fehlen eines geeigneten Gegenfaktors gegenüber dem relativ überschüssigen Kaliumion beruhen. Magnesium kann hier offenbar nicht für Kalzium eintreten, wie es nach Mevius bei manchen Wurzeln der Fall ist. — Im Bereich hypertonischer Salzgabe wirken Kalzium und Kalium in bekannter Weise durchaus antagonistisch auf das *Lemna*-Plasma ein (vgl. Tabelle 7).

Die weitgehende Selbständigkeit protoplasmatischer und zellphysiologischer Einzelgrößen, die sich aus unseren bisherigen Experimenten ergeben hat, läßt den Versuch einer kausalen Zuordnung der beobachteten Erscheinungen wenig aussichtsreich erscheinen. Bestrebungen gleicher Art können bei anderen Versuchsobjekten erfolgreicher sein; wir denken dabei besonders an plasmareiche Zelltypen mit einem größeren Ionenbestand. Auf jeden Fall ist bei der Aufstellung zellphysiologischer Kausalketten strengste experimentelle Kritik geboten. — Schließlich erscheint der Hinweis darauf angebracht, daß es sich bei unserem Versuchsobjekt um Mangelerscheinungen handelt, die während der Ausbildung der Versuchsobjekte im Mangelmedium zustande kommen. Im Falle des Auftretens von Mangelsymptomen an fertig ausgebildeten langlebigen Organen (z. B. Blättern von Kulturpflanzen) wird man vielleicht andere Maßstäbe anzulegen haben.

Umstehend ist der Versuch gemacht, die Mangeleffekte, die wir an der Lemnawurzel unter den angegebenen Bedingungen des Kalium- und Kalziummangels bisher beobachtet haben, in relativer zeitlicher Folge darzustellen.

Zusammenfassung.

1. Die ausgeprägte physiologische Zonierung von normal ernährten und unter kontrollierten Bedingungen angezogenen Wurzeln von *Lemna minor* wurde vermessen. Am Ende der Streckungszone liegt ein Plasmolysezeitmaximum, sowie ein Minimum der Harnstoffpermeabilität und des osmotischen Wertes.

2. Kaliummangel führt im Zusammenhang mit Wachstumshemmung zu einer Verschiebung und Verflachung des Gradienten von Plasmolysezeit und Harnstoffpermeabilität. Daraus folgt eine unspezifische Erniedrigung beider Größen. Bei Kalziummangel wird grundsätzlich das gleiche Verhalten beobachtet.

3. Der osmotische Wert sinkt bei beginnendem Kalimangel und steigt bei Einsetzen von Kalziummangel.

4. Der respiratorische Sauerstoffverbrauch ist bei Kalimangel und Kalziummangel erhöht.

5. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Mangelsymptome wurde untersucht.

6. Die bei den Untersuchungen von Einsalzwirkungen auf Normalzellen gewonnenen Erfahrungen können nicht zur Beurteilung des Verhaltens entsprechender Mangelzustände herangezogen werden.

7. Die Möglichkeit kausaler Verknüpfung der bei Kalzium- und Kaliummangel beobachteten plasmatischen, osmotischen und stoffwechselphysiologischen Größen wird erörtert.

8. Die untersuchten zell- und stoffwechselphysiologischen Faktoren haben sich am vorliegenden Versuchsobjekt unter bestimmten Bedingungen als weitgehend unabhängige Variable erwiesen.

Literatur.

ASHBY, E., B. D. BOLAS and F. Y. HENDERSON: (1) The interaction of factors in the growth of *Lemna*. I. Methods and technique. Ann. of Bot. **42**, 771 (1928). — ASHBY, E. E., WANGERMANN and E. J. WINTER: (2) Studies in the morphogenesis of leaves III. Preliminary observations on vegetative growth in *Lemna minor*. New Phytologist **48**, 374 (1949). — BOGEN, H. J.: (1) Über die Ursachen der Unterschiede in der „spezifischen" Harnstoffpermeabilität. (Vorläufige Mitteilung.) Planta (Berl.) **27**, 611 (1937). — (2) Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen" HÖFLERS. Planta (Berl.) **28**, 535 (1938). — BORRISS, H.: Plasmolyseform und Streckungswachstum. Jb. Bot. **86**, 784 (1938). — BUCHANAN, J. B., A. B. HASTINGS and F. B. NESBETT: The effect of the ionic environment on the synthesis of glycogen from glucose in rat liver slices. J. of biol. Chem **180** (1949). — BURSTRÖM, H.: (1) Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. Ann. Landw. Hochsch. Schweden **10**, 1 (1942). — (2) On formative effects of carbohydrates on root growth. Botaniska Notiser **1941**, 310. — CHOLODNY, N., u. E. SANKEWITSCH: Plasmolyseform und Ionenwirkung. Protoplasma (Berl.) **20**, 57 (1934). — DENFFER, D. v.: Über einen Wachstumshemmstoff in alternden Diatomeenkulturen. Biol. Zbl. **67**, 7 (1948). — EL DERRY, H.: Plasmolyseform- und Plasmolysezeitstudien. Protoplasma (Berl.) **8**, 1 (1930). — DRAWERT, H.: Zur Frage der Stoffaufnahme durch die lebende pflanzliche Zelle. IV. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration des Zellsaftes und des Außenmediums auf die Harnstoffaufnahme. Planta (Berl.) **35**, 579 (1948). — EMERSON, R.: The effect of certain respiratory inhibitors on the respiration of *Chlorella*. J. gen. Physiol. **10**, 469 (1927). — FISCHER, H.: (1) Plasmolyseform und Mineralsalzgehalt in alternden Blättern. I. Untersuchungen an *Helodea* und *Fontinalis*. Planta (Berl.) **35**, 513 (1948). — (2) Plasmolyseform und Mineralsalzgehalt in alternden Blättern. II. Untersuchungen an Land- und Schwimmpflanzen. Planta (Berl.) **37**, 244 (1949). — FREY-WYSSLING, A.: Submicroscopic morphology of protoplasm and its derivatives. New York 1948. — GREGORY, F. G., and F. J. RICHARDS: Physiological studies in plant nutrition. I. The effect of manurial deficiency on the respiration and assimilation rate in barley. Ann. of Bot. **43**, 119 (1929). — GROSSFELD, H.: Osmotischer Druck, Elektrolyte und Gewebezellen. Protoplasma (Berl.) **26**, 497 (1936). — HÖFLER, K.:

(1) Kappenplasmolyse und Ionenantagonismus. Protoplasma (Berl.) **33**, 545 (1939). — (2) Salzquellung des Protoplasmas und Ionenantagonismus. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 292 (1940). — Holm-Jensen, I., A. Krogh and V. Wartiovaara: Some experiments on the exchange of potassium and sodium between single cells of Characeae and the bathing fluid. Acta bot. Fennica **36**, 1 (1944). — Hopkins, E. F.: Manganese as an essential element for green plants. Cornell Univ. Exp. Stat. Mem. No 151. 1934. — Kahl, H.: Über den Einfluß von Schüttelbewegungen auf Struktur und Funktion des pflanzlichen Plasmas. Diss. Darmstadt 1944 (zit. nach O. Stocker). — Kalchhofer, Z.: Protoplasmazustand nährsalzmangelkranker Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **26**, 249 (1936). — Kessler, W., u. R. Ruhland: Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta (Berl.) **28**, 159 (1938). — Kostytschew, S.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. I. Berlin 1926. — Kreuz, J.: Der Einfluß von Kalzium- und Kaliumsalzen auf die Permeabilität des Protoplasmas für Harnstoff und Glyzerin. Österr. Bot. Z. **90**, 1 (1941). — Ludwig, F.: Lemnaceae. In Kirchner-Loew-Schroeter, Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. II/3. Stuttgart 1934. — Marklund, F.: Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. Fennica **18**, 1 (1936). — Mevius, W.: Kalziumion und Wurzelwachstum. Jb. Bot. **66**, 183 (1927). — Myers, J.: Oxidative assimilation in relation to photosynthesis in *Chlorella*. J. gen. Physiol. **30**, 217 (1947). — Neubauer, H. F.: Tabulae biologicae Bd. XIV, S. 146 ff. 1937. — Olsen, C.: (1) Iron absorption and chlorosis in green plants. C. r. Trav. Labor. Carlsberg **21**, No 3 (1935). — (2) Adsorptively Bound Potassium in beech leaf cells. Physiologia plantarum **1**, 136 (1948). — Paech, K.: (1) Ursache und Verlauf des Alterns bei Pflanzen. I. Z. Altersforschg **2**, 183 (1940a). — (2) Veränderungen des Plasmas während des Alterns pflanzlicher Zellen. Planta (Berl.) **31**, 295 (1940b). — Pirson, A.: (1) Ernährungs- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an *Fontinalis* und *Chlorella*. Z. Bot. **31**, 193 (1937). — (2) Über die Wirkung von Alkaliionen auf Wachstum und Stoffwechsel von *Chlorella*. Planta (Berl.) **29**, 231 (1939). — Pratt, R.: Studies on *Chlorella vulgaris*. IX. Influence on growth of *Chlorella* of continous removal of chlorellin from culture solution. Amer. J. Bot. **31**, 418 (1944). — Prudhomme van Reine jr., W. J.: Versuche über die Konsistenz des Protoplasmas. Rec. Trav. bot. néerl. **22**, 467 (1935). — Reuter, L.: Protoplasmatik vergilbender Blätter. Protoplasma (Berl.) **27**, 270 (1937). — Richards, F. J.: Physiological studies in plant nutrition. I. The effect of manurial deficiency on the respiration in leaves of barley. Ann. of Bot. **46**, 367 (1932). — Ruge, U.: (1) Untersuchungen über den Einfluß des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. Z. Bot. **31**, 1 (1937). — (2) Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*. Flora (Jena) **134**, 311 (1940). — Schmalfuss, K.: Pflanzenernährung und Bodenkunde. Stuttgart 1948. — Schmidt, H.: (1) Plasmolyse und Permeabilität. Jb. Bot. **83**, 470 (1936). — (2) Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. Protoplasma (Berl.) **33**, 25 (1938). — Schmidt, H., K. Diwald u. O. Stocker: Plasmatische Untersuchungen an dürreempfindlichen und dürreresistenten Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Planta (Berl.) **31**, 559 (1940). — Stålfelt, M. G.: The influence of light upon the viscosity of protoplasm. Ark. Bot. (schwed.) A **33**, 1 (1946). — Stegmann, G.: Die Bedeutung der Spurenelemente für *Chlorella*. Z. Bot. **35**, 385 (1940). — Steinberg, R.: Use of *Lemna* for nutrition studies on green plants. J. agricult. Res. **62**, 423 (1941). — Stocker, O.: Beiträge zu einer Theorie der Dürreresistenz. Planta (Berl.) **35**, 445 (1948). — Strugger, S.: Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Zur protoplasmatisch-physiologischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. Jb. Bot. **79**, 406 (1934). — Sugawara, T.: The influence of potassium on the respiration, enzyme activity, and ascorbic acid

content in potato tubers. J. Sci. Soil a. Manure (Tokyo) **15**, 153 (1941). — TAKAMINE, N.: On the plasmolysis form in *Allium cepa* with special reference to the influence of potassium ion upon it. Cytologia **10**, 302 (1940). — WEBER, F.: (1) Plasmolysezeitmethode. Protoplasma (Berl.) **5**, 622 (1929). — (2) Plasmolysezeit und Lichtwirkung. Protoplasma (Berl.) **7**, 256 (1929). — (3) Harnstoffpermeabilität ungleich alter Spirogyrazellen. Protoplasma (Berl.) **12**, 129 (1931). — WHITE, H. L.: (1) The interaction of factors in the growth of *Lemna*. VII. The effect of potassium on growth and multiplication. Ann. of Bot. **50**, 175 (1936). — (2) IX. Further observations on the effect of light intensity on growth and multiplication. Ann. of Bot. **50**, 827 (1936). — (3) XIII. The interactions of potassium and light intensity in relation to root length. Ann. of Bot. N. S. **2**, 911 (1938). — (4) XIV. The interaction of potassium and light intensity in relation to growth and assimilation. Ann. of Bot. N. S. **3**, 619 (1939).

Prof. Dr. ANDRÉ PIRSON, Marburg a. d. Lahn, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 38, S. 474—498 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

INVERSION PHOTOTROPISCHER REAKTIONEN*.

Von

HUBERT ZIEGLER.

Mit 13 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Mai 1950.)

Einleitung.

Zahlreich sind die Fälle, in denen es zu einer Änderung der Krümmungsrichtung eines phototropisch reagierenden Organes kommt. Vielfach handelt es sich dabei um eine endogene Verschiebung oder Neubildung der physiko-chemisch bedingten Dorsiventralität, die nach DU BUY und NUERNBERGK (1932) als „Wechsel des Phototropismus" bezeichnet sei. Die bekanntesten Erscheinungen dieser Art sind die Richtungsänderungen der phototropischen Krümmungen der Sprosse mancher kriechender Pflanzen (*Hedera*, *Cucurbita*, *Tropaeolum* u. a.) und vieler Blüten- und Fruchtstiele (z. B. *Linaria*, *Papaver*, *Tussilago*).

In einigen Fällen konnte eine Änderung der phototropischen Krümmungsrichtung auch durch eine Variation der Außenbedingungen hervorgerufen werden; als besonders wirksam erwies sich hierfür bekanntlich eine Variation der Beleuchtungsintensität (MÜLLER 1872, OLTMANNS 1897). Diese „Reaktionsumkehr" unterscheidet sich vom „Wechsel des Phototropismus" vor allem durch ihre Reversibilität, die erkennen läßt, daß es sich hier nicht um die Schaffung einer bleibenden Dorsiventralität, sondern um eine vorübergehende Verschiebung photochemischer Gleichgewichte oder physiko-chemischer Zustände handelt, welche die veränderte Reaktionsweise zur Folge hat.

Abgesehen von den durch eine Variation der Beleuchtungsintensität erzielten Fällen einer inversen phototropischen Krümmung gelang eine Reaktionsumkehr bisher nur sehr selten. So erhielt BUDER (1918) bei Belichtung der in Luft positiv phototropischen Sporangienträger von *Phycomyces* unter Paraffinöl negative Krümmungen, DASSEK (1939) bei den in Luft negativ phototropischen Brutknospenrhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* unter Paraffinöl positive Reaktionen und STEINKE (1940) bei den normalerweise negativ phototropischen *Helianthus*-Wurzeln nach Behandlung mit einigen fluoreszierenden Farbstoffen positive Krümmungen.

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Es sind diese Beispiele allerdings nur mit Vorbehalt als Fälle einer Reaktionsumkehr im oben definierten Sinne zu bezeichnen, da bei den durch Paraffinöl hervorgerufenen Inversionen eine eventuelle Reversibilität nicht feststellbar ist, die Änderung der Reaktionsweise durch die Wirkung fluoreszierender Farbstoffe in den Versuchen von STEINKE aber offenbar überhaupt nicht durch eine Verschiebung der die normale phototropische Krümmung bedingenden, lichtinduzierten Dorsiventralität, sondern durch eine Überlagerung der normalen Krümmungstendenz mit einer andersartigen, entgegengesetzt gerichteten, zustande kommt.

Da diese Versuche durchaus Ansatzpunkte zur Klärung des immer noch sehr problematischen Mechanismus der tropistischen Krümmungen darstellen, sollten sie in der vorliegenden Arbeit vervollständigt oder erweitert und die daran sich anschließenden theoretischen Folgerungen ergänzt oder modifiziert werden. Ein Kurzbericht über einige Versuchsergebnisse findet sich bei ZIEGLER (1949).

Die Wirkung von Paraffinum liquidum auf die Krümmung phototropisch reagierender Organe.

I. Die Versuche von BUDER und DASSEK.

BUDER erhielt (1918) bei Belichtung der in Luft stark positiv phototropischen Sporangienträger von *Phycomyces nitens* unter Paraffinum liquidum eine negativ phototropische Krümmung, d. h. also eine relative Wachstumsförderung der lichtzugewandten Flanke gegenüber der Schattenseite. Die Erklärung, die BUDER (1920) diesem Phänomen gab, lag nahe und scheint einleuchtend: Die konvexe Zylinderlinse des durchsichtigen Sporangienträgers, die bei Belichtung in Luft auf eine noch nicht abschließend geklärte Weise (CASTLE 1933, BUDER[1], BÜNNING 1948) den Strahlengang derart beeinflußt, daß trotz der von BLAAUW (1914) festgestellten positiven Lichtwachstumsreaktion die lichtzugewandte Flanke schwächer wächst, sollte durch die veränderten Brechungsverhältnisse bei Bestrahlung unter Paraffinöl (Brechungsindex 1,47) ihrer Wirkung nach in eine konkave verwandelt und dadurch der Anteil der beiden Organhälften an der Bestrahlung derart verschoben werden, daß eine inverse Reaktion zustande käme.

Gestützt wurde diese Annahme durch die Befunde DASSEKS (1939), die bei Belichtung der in Luft negativ phototropischen Brutknospenrhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* ebenfalls eine inverse Reaktion erhielt. Da bei diesen Objekten die Lichtwachstumsreaktion negativ ist, wurde auch hier für die normale negative Reaktion, bei der ja die lichtabgewandte Seite schwächer wächst, eine Linsenwirkung verant-

[1] Unveröffentlicht. Zit. nach BÜNNING in Fiat-Rev. 52, Biologie 1, S. 132. Wiesbaden 1947.

wortlich gemacht, deren Änderung durch das Paraffinöl wie bei *Phycomyces* eine inverse Krümmung herbeiführen sollte.

Waren die Ansichten über das Zustandekommen der normalen wie der inversen phototropischen Reaktion der Sporangienträger keineswegs einheitlich und übereinstimmend, so wurde doch bisher allgemein für die invertierende Wirkung des Paraffinöles nur eine Änderung der optischen Verhältnisse verantwortlich gemacht. Nun bringt aber ein Überführen der reaktionsfähigen Organe aus der Luft in Paraffinöl zwangsläufig auch noch eine Reihe von anderen physikalischen und chemischen Beeinflussungen mit sich, deren Wirkung auf Richtung und Stärke der Reaktion bisher vernachlässigt wurde. Eine Prüfung der phototropischen Krümmung von Objekten, deren Beschaffenheit eine Beeinflussung der Reaktion durch eine Änderung der optischen Eigenschaften des Milieus ausschloß, bei Belichtung unter Paraffinöl schien daher von Wert und war Zweck der nachfolgend beschriebenen Versuche.

II. Die phototropische Reaktion undurchsichtiger Objekte unter Paraffinum liquidum.

1. Material und Methode.

Als Versuchsobjekte dienten Keimsprosse von *Lepidium sativum*, *Helianthus annuus* und *Sinapis alba*, sowie Koleoptilen von *Avena sativa*. Die wenig durchsichtige Beschaffenheit dieser Organe schloß eine Wirkung des veränderten Brechungsindex des umgebenden Mediums auf die Richtung der Krümmung aus; eine Verschiebung des Lichtanteiles der beiden Flanken ist hier ja nicht möglich.

Die Samen wurden in einem Dunkelthermostaten bei einer Temperatur von 21° C (± 0,2° C) zur Keimung gebracht. Zu diesem Zwecke wurden sie in den planparallelen Versuchsküvetten (8×3×12 cm) auf einem Gazenetz, das durch ein Glasgerüst 3 cm über dem Küvettenboden gespannt gehalten wurde, ausgelegt. Durch Auffüllen der Gefäße mit Leitungswasser bis zur Gazeoberfläche wurde für die nötige Feuchtigkeit gesorgt (Abb. 1). Es wurden in jedem Versuch 2 Küvetten mit je 6 Samen angesetzt. Waren die Sprosse etwa 2 cm lang, so wurden die Gefäße bei rotem Licht aus dem Dunkelthermostaten in ein Dunkelzimmer gebracht, dessen elektrische Heizung mit einem Kontaktthermometer mit Stromrelais gekoppelt war, das die Raumtemperatur konstant auf 21° C (± 0,5° C) hielt. In einer der beiden Küvetten wurde dann das Paraffinöl derart über das Wasser geschichtet, daß die Wurzeln der Pflanzen sich in Wasser, die Sprosse aber in Paraffinöl befanden; in der zweiten Küvette, dem Vergleichsgefäß, blieben die Wurzeln jeweils in Wasser, die Sprosse in Luft.

Als Lichtquelle diente eine Tungsram-Heid(D)-Birne (100 Watt, innenmattiert), als Stromquelle das Münchener Ortnetz (220 Volt Wechselstrom). Der Abstand der Küvettenvorderseite von der Lichtquelle betrug durchwegs 30 cm, die Beleuchtungsintensität wurde durch ein Photoelement (Dr. B. LANGE) ermittelt und belief sich auf 710 Lux. Die Schwankungen der Stromstärke bedingten eine gewisse Inkonstanz der Beleuchtungsintensität; da ein quantitativer Ausbau

der Versuche nicht beabsichtigt war und nicht mit definierten Lichtmengen, sondern mit Dauerbelichtung gearbeitet wurde, spielte dieser Umstand keine Rolle.

Um jede Beeinflussung der Reaktionen durch ein möglicherweise auftretendes Wärmegefälle auszuschalten, wurden die Versuchsküvetten in größere (15×8×18 cm), ebenfalls planparallele Küvetten gestellt und dauernd von einem langsam fließenden Wasserstrom umspült, dessen Temperatur durch einen Thermostaten auf die Zimmertemperatur gebracht worden war (21° C). Die Geschwindigkeit des Wasserstromes konnte durch Schraubklemmen geregelt werden.

Bei der Beobachtung wurde im allgemeinen auf die Benützung eines Horizontalmikroskopes verzichtet, da dieses nur die genauere Beobachtung eines einzigen Objektes gestattet und leicht durch die Registrierung geringer endogener Nutationen das Gesamtbild verschleiert. Zur Messung der Krümmungswinkel wurden die Umrisse der reagierenden Objekte, wie sie sich dem Beobachter auf die Vorderseite der Kühlküvette projizierten, mit Fettstift nachgezogen und die Abweichung der Organachse von der Vertikalen mittels eines Winkelmessers ermittelt; es wurde dabei sorgfältig auf stets gleichbleibende Augenhöhe und konstanten Beobachtungswinkel geachtet. Die Ablesungen erfolgten stündlich. Zur Ermittlung einer möglichst genauen Krümmungskurve wurde die Reaktion einer einzelnen Pflanze in halbstündigem Abstand mit dem Horizontalmikroskop verfolgt.

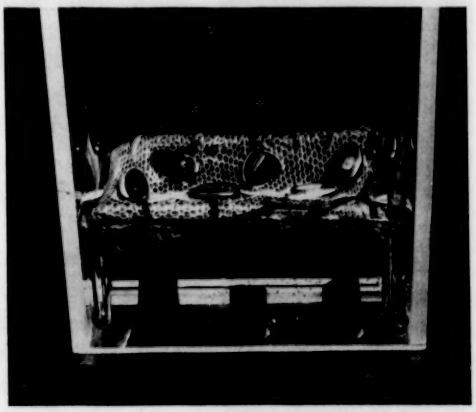


Abb. 1. *Helianthus*-Samen auf dem Keimbett.

Dadurch, daß die Versuchspflanzen gleich in den Versuchsgefäßen zur Entwicklung gebracht wurden, wurde das sonst unvermeidliche Überführen von den Anzuchtgefäßen umgangen und so die Gewähr gegeben, daß keinerlei thermische, thigmische oder geische Beeinflussung auftreten konnte. Der Nachteil dieses Verfahrens besteht in der Unmöglichkeit der Auswahl möglichst gleichlanger und gleichstarker Objekte und eines Ersatzes für nicht gekeimte Samen. Diese Mängel können aber durch die Verwendung eines besonders gleich- und hochwertigen Saatgutes weitgehend ausgemerzt werden. Bei den verwerteten Versuchen waren die Unterschiede in der Sproßlänge im allgemeinen unbeträchtlich (unter 0,2 cm). Kulturen mit größeren Differenzen oder mit nichtgekeimten Samen wurden nicht weiter verwendet.

2. Die Versuchsergebnisse.

Die Belichtungsversuche ergaben, daß sowohl *Avena*-Koleoptilen als auch Keimpflanzen von *Lepidium sativum*, *Helianthus annuus* und *Sinapis alba* bei Dauerbelichtung mit einer Lichtintensität, die in Luft und Wasser zu positiv phototropischen Krümmungen führt, unter Paraffinum liquidum *negativ* phototropisch reagieren (Abb. 2). Die Krümmungswinkel betrugen bei *Sinapis* und *Lepidium* bis zu 90°, bei *Helianthus* und *Avena* bis zu etwa 70°. Abb. 3 gibt einen typischen Krümmungsverlauf für *Avena*-Koleoptilen wieder.

Die verwendeten Objekte schienen zunächst für eine Prüfung der Reversibilität der Reaktionsumkehr durch Paraffinöl geeignet, die bei den Sporangienträgern von *Phycomyces* unmöglich ist, da diese zarten Organe beim Entfernen des Öles sofort verkleben und zusammenfallen. Es wurde daher bei allen erwähnten Pflanzen (*Helianthus*, *Lepidium*, *Sinapis* und *Avena*) versucht, die durch Belichtung unter Paraffinöl erzielte negativ phototropische Reaktion nach Absaugen des Öles mittels einer Pipette durch Belichtung in Luft wieder umzukehren; es gelang dies in keinem Falle.

Abb. 2. *Avena*-Koleoptilen unter Paraffinöl nach 5stündiger Belichtung. Lichteinfall von links.

Dieses zunächst überraschende Ergebnis findet darin seine Erklärung, daß die Pflanzen auch nach dem Entfernen des Öles immer noch von einem dünnen Film benetzt, vor allem auch die Membranen mit dem Öl imbibiert bleiben. Dazu kommt, daß der Aufenthalt unter Paraffinöl, der ja mit extremem Sauerstoffmangel verbunden ist, nach wenigen Stunden zu einer vollständigen Wachstumshemmung führt, und die Frist, während deren diese Hemmung durch Gärungsvorgänge hinausgeschoben werden kann, wohl dazu ausreicht, einmal eine erkennbare Krümmung zu ermöglichen, nicht aber eine zweite, gegenläufige, in registrierbarem Ausmaß. Auch ein längerer Aufenthalt in Luft vermag diese Wachstumshemmung nicht mehr aufzuheben, so daß die Pflanzen schließlich ohne weiteren Zuwachs zugrunde gehen.

Die Inversion der phototropischen Reaktion der *Phycomyces*-Sporangienträger bei Belichtung unter Paraffinöl konnte reproduziert werden[1]. Auch eine durch Belichtung in Luft induzierte positive Krümmung wird bei Fortsetzung der Belichtung unter Paraffinöl invertiert (Abb. 4).

3. Theoretische Folgerungen aus den Versuchsergebnissen.

Die beschriebenen Versuche ergaben, daß eine inverse phototropische Reaktion nach Belichtung unter Paraffinöl nicht nur bei so durchsichtigen Organen wie den Sporangienträgern von *Phycomyces* und

[1] Die *Phymcomyces*-Kulturen wurden in den sterilisierten Versuchsküvetten auf Brot gezogen und bis zur Ausbildung der reifen Sporangien, die das Ende der Wachstumsindifferenzperiode anzeigt (OLTMANNS 1897), in einem Dunkelthermostaten bei 21° C gehalten.

den Brutknospenrhizoiden von Lebermoosen, sondern auch bei wenig oder nicht durchsichtigen Objekten, wie den Sprossen höherer Pflanzen, erhalten wird. Von einer Folge des veränderten Brechungsindex in dem Sinne, daß es zu der Umkehr einer Linsenwirkung käme, kann in diesem Falle keine Rede sein. Es muß hier deshalb eine andere Wirkung als die einer Umkehr des normalen Strahlenganges verantwortlich gemacht werden.

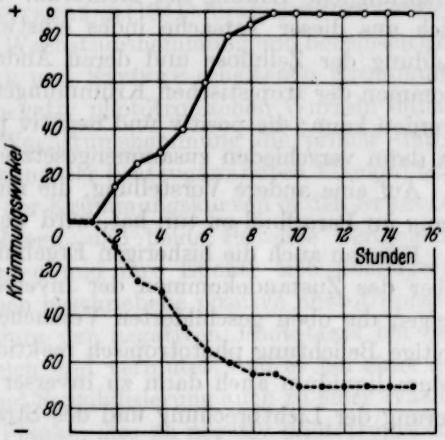


Abb. 3. Verlauf der phototropischen Krümmung von *Avena*-Koleoptilen bei einer Belichtung mit 710 Lux. —o—o— in Luft; ····· unter Paraffinöl.

Die verminderte Sauerstoffspannung kann nicht als primäre Ursache für das Inversionsphänomen gelten, da nach den Untersuchungen von Payer (1842), Correns (1892) und Ameijden (1917) auch die vollständige Abwesenheit von freiem Sauerstoff wohl zu einer Hemmung oder zu einem Ausbleiben der normalen phototropischen Krümmung, nicht aber zu inverser Reaktion führt.

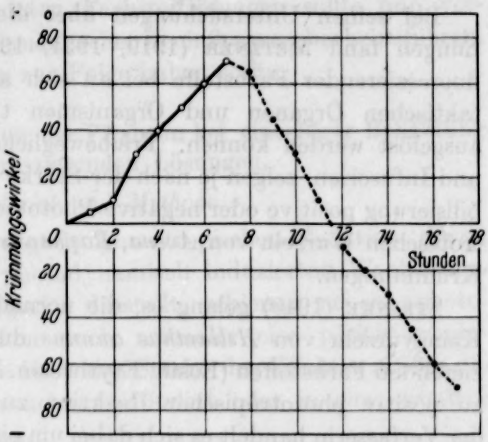


Abb. 4. Verlauf der phototropischen Krümmung eines Sporangienträgers von *Phycomyces Blakesleeanus*, der zunächst in Luft und dann unter Paraffinöl einseitig mit einer Intensität von 710 Lux belichtet wurde. —o—o— Luft; ····· Paraffinöl.

Welche Eigenschaft des Paraffinöles ist nun aber für die Inversionswirkung auf undurchsichtige Objekte verantwortlich zu machen?

Zu denken wäre an einen Einfluß der Dielektrizitätskonstanten, deren Wert für Paraffinöl (2,11 bei 20° C, Hasenöhrl, zit. nach Landolt-Börnstein II, S. 1034) sich von dem für Luft (1,0 bei 19° C, Tangl; zit. nach Landolt-Börnstein II, S. 1041) und für Wasser (81,1 bei 18° C, Turner, zit. nach Landolt-Börnstein II, S. 1034) erheblich unterscheidet. Da zwischen 2 Phasen mit verschiedenen Dielektrizitätskonstanten stets eine Potentialdifferenz auftritt,

beeinflußt eine Benetzung der Zellulose (DEK 6,7 bei 20° C, CAMPBELL, zit. nach LANDOLT-BÖRNSTEIN II, S. 1033) mit Paraffinöl sicher die ursprüngliche Ladung der Membran. Eine Theorie der Inversion läßt sich aus dieser Tatsache indes einstweilen nicht entwickeln, da die Ladung der Zellulose und deren Änderung allein für das Zustandekommen der tropistischen Krümmungen nicht verantwortlich gemacht werden kann; die positiv und negativ phototropischen Organe müßten ja dann verschieden zusammengesetzte Membranen haben.

Auf eine andere Vorstellung, die mit einem photoelektrischen Vorgang im Paraffinöl zu tun hat, wird weiter unten eingegangen werden.

Können auch die bisherigen Ergebnisse noch nicht zu einer Theorie über das Zustandekommen der inversen Sproßkrümmung führen, so zeigen die oben geschilderten Versuche doch eindeutig, daß eine einseitige Belichtung phototropisch reaktionsfähiger Objekte unter Paraffinum liquidum auch dann zu inverser Reaktion führt, wenn die Änderung der Lichtbrechung und des Strahlenganges keine Rolle spielen kann.

Fluoreszierende Lösungen als Versuchsmedien.

I. Der „induzierte Phototropismus" und die Versuche von STEINKE.

Bei seinen Untersuchungen über die photodynamischen Erscheinungen fand METZNER (1919, 1921, 1923), daß durch den Einfluß fluoreszierender Farbstoffe bei an sich aphototropischen und aphototaktischen Organen und Organismen typische Lichtreizbewegungen ausgelöst werden können. Freibewegliche Organismen, wie Bakterien und Infusorien, zeigen je nach der Stärke der Belichtung und der Sensibilisierung positive oder negative Phototaxis, die normalerweise aphototropischen Wurzeln von *Avena*, *Raphanus*, *Lepidium* und *Lens* positive Krümmungen.

STEINKE (1940) gelang es, die normalerweise negativ reagierenden Keimwurzeln von *Helianthus annuus* durch Behandlung mit fluoreszierenden Farbstoffen (Eosin, Erythrosin, Magdalarot und Rose bengale) zu positiv phototropischer Reaktion zu veranlassen. Nach Ansicht der Verfasserin handelt es sich dabei um eine Wirkung des in die Wurzelzellen permeierten Farbstoffes, der unter dem Einfluß des Lichtes eine Wachstumshemmung verursachen sollte, die bei allseitiger Beleuchtung zu negativer Lichtwachstumsreaktion, bei einseitiger Belichtung aber zu einer Wachstumshemmung der belichteten Flanke und damit zu einer positiv phototropischen Krümmung führen sollte.

Nun haben manche fluoreszierende Farbstoffe nach den Versuchen von BOAS (1925, 1927, 1933), TAKEDA (1929), MILDEBRATH (1932), BOYSEN-JENSEN (1934), SCHWEIGHART (1935) und SYRE (1938) auch im Dunkeln eine Desorganisation des Wachstums und einen Verlust

der geotropischen Reaktionsfähigkeit zur Folge, für die eine Hemmung der Wuchsstoffbildung oder eine diffuse Verteilung des Wuchsstoffes verantwortlich gemacht wird. Bei Belichtung in Gegenwart fluoreszierender Farbstoffe soll nach GUTTENBERG (1941) Auxin zerstört werden, wodurch es zu einer zusätzlichen Wachstumshemmung und bei einseitiger Belichtung zu der von METZNER und STEINKE erhaltenen Krümmung käme. Bei den normalerweise negativ phototropischen Wurzeln müßte dabei diese photodynamische Wachstumshemmung die primär durch die Belichtung geförderte Streckung der lichtzugewandten Flanke überkompensieren; aus dem Verlauf der Krümmungskurven in den STEINKEschen Versuchen ist zu entnehmen, daß beide Prozesse weitgehend unabhängig voneinander verlaufen und ihre Effekte sich überlagern.

METZNER (1923) setzt die eben beschriebene positive phototropische Wurzelreaktion mit dem Stadium der negativen Phototaxis bei den freibeweglichen Organismen gleich und vermutet, daß es bei einer geeigneten Dosierung von Licht und Sensibilisierung auch zu einer Wachstumsförderung der belichteten Flanke, also zu negativ phototropischen Krümmungen, kommen könne, die dann dem positiv phototaktischen Stadium bei den Mikroorganismen entsprächen.

Durch eine weitgehende Variation der Beleuchtungsstärke und der Konzentrationen der verwendeten Farbstofflösungen sollte nun versucht werden, das Maß photodynamischer Beeinflussung herbeizuführen, das eine Wachstumsförderung zur Folge haben sollte.

II. Die phototropische Reaktion der Pflanzen bei einseitiger Belichtung unter fluoreszierenden Lösungen.

1. Material und Methode.

Zum Herbeiführen einer negativ phototropischen Reaktion, die ja die notwendige Folge einer photodynamisch induzierten Wachstumsförderung der belichteten Flanke darstellt, schienen neben aphototropischen Wurzeln vor allem auch normalerweise positiv phototropische Sprosse geeignet; je nach der Stärke des Effektes mußte die positive Krümmung abgeschwächt, verhindert oder in eine negative Bewegung übergeführt werden.

Nach den bei den Paraffinölversuchen gemachten Erfahrungen, die gezeigt hatten, daß selbst bei den extrem ungünstigen Bedingungen, wie sie die vollständige Bedeckung mit einem öligen Medium darstellt, noch Reaktionen möglich sind, schien auch hier die geeignetste Methode, das reagierende Objekt unter dem Versuchsmedium der Belichtung auszusetzen.

Verwendet wurden Keimpflanzen von *Lepidium sativum*, *Sinapis alba*, *Helianthus annuus*, *Fagopyrum esculentum*, *Linum usitatissimum*, Koleoptilen von *Avena sativa* und Sporangienträger von *Phycomyces*

Blakesleeanus. Die Anzucht der Pflanzen und die Anordnung der Versuche entsprach im wesentlichen den bei den Paraffinölversuchen beschriebenen Verfahren. Auch hier dienten die Versuchsküvetten als Anzuchtgefäße und die Methode des Ablesens wurde ebenfalls beibehalten.

Als Lichtquelle wurde eine Osram-Nitra-Lampe (200 Watt, 220 Volt) benützt, als Stromquelle das Münchener Ortsnetz. Die Beleuchtungsintensität wurde durch Verschieben der Lichtquelle zwischen 250 und 3000 Lux variiert. Die Messung der jeweiligen Lichtstärke erfolgte hinter einer mit Farbstofflösung gefüllten Küvette, deren Durchmesser der Schichtdicke der Lösung zwischen Versuchspflanzen und Versuchsküvettenvorderseite entsprach.

Die verwendeten Farbstofflösungen wurden als Phosphatpuffer zugesetzt und in der Weise bereitet, daß an Stelle von Aqua dest. zur Herstellung von Lösungen bestimmter Molarität des Farbstoffes eine 1/30 molare Pufferlösung (primäres + sekundäres Phosphat nach SOERENSEN) vom p_H 6,4 verwendet wurde. Die p_H-Messung erfolgte mittels eines Potentiometers mit Chinhydronelektrode. Die Vergleichskulturen wurden durchwegs unter reiner, 1/30 molarer Phosphatpufferlösung vom p_H 6,4 belichtet.

2. Versuche mit Wurzeln.

Bei diesen Versuchen wurden zunächst vor allem die aphototropischen *Linum*-Wurzeln verwendet. Die Samen wurden auf den Gazenetzen in den Versuchsküvetten zur Keimung gebracht und das Wasser in den Gefäßen durch die Farbstofflösung ersetzt, wenn die Würzelchen etwa $1^1/_2$ cm Länge erreicht hatten. An Farbstoffen wurden Fluoreszein-K, Eosin-w-gelblich, Erythrosin, Jodeosin und oxypyrentrisulfosaures Natrium in verschiedenen Konzentrationen verwendet.

Tabelle 1 und 2 geben eine Übersicht über die Ergebnisse der Versuche mit Fluoreszein- und Eosinlösungen. Erythrosin und Jodeosin ähneln in ihrer Wirksamkeit dem Eosin, das Oxypyren mehr dem Fluoreszein.

Es ist ersichtlich, daß mit den verwendeten Farbstoffen bei entsprechender Stärke der photodynamischen Wirkung eine Wachstumshemmung der belichteten Flanke ausgelöst werden kann, weiterhin, daß die Ergebnisse mit den geltenden Anschauungen über die unterschiedliche Stärke der photodynamischen Wirksamkeit der einzelnen Farbstoffe übereinstimmen (schwächere Wirksamkeit von Fluoreszein-K und oxypyrentrisulfosaurem Natrium), und schließlich, daß in keinem Falle eine photodynamische Wachstumsförderung, die ein Konvexwerden der belichteten Organhälfte, also negativen Phototropismus, zur Folge gehabt hätte, beobachtet werden konnte.

Eine naheliegende Frage in diesem Zusammenhang war die nach der Dauer der photodynamischen Wachstumshemmung bei der Entnahme der gekrümmten Objekte aus den Farbstofflösungen. Zur Klärung der Verhältnisse schienen Versuche mit normalerweise negativ phototropischen Wurzeln besonders geeignet, da diese auf Grund der gegen-

sinnigen Richtung ihrer normalen Lichtkrümmung die Tendenz haben mußten, die induzierte positive Krümmung rückgängig zu machen. Es wurden daher die Wurzeln von *Helianthus* und *Sinapis*, deren negativ phototropisches Verhalten bekannt ist, zunächst in den verschiedenen

Tabelle 1. *Belichtung von Linum-Wurzeln mit verschiedenen Intensitäten in Fluoreszeinlösungen verschiedener Konzentration. 0 keine Lichtkrümmung; + positive Lichtkrümmung.*

Konzentration	Lux						
	250	500	750	1000	1500	2000	3000
$2{,}5 \cdot 10^{-3}$	+	+	+	+	+	+	+
$1 \cdot 10^{-3}$	+	+	+	+	+	+	+
$5 \cdot 10^{-4}$	+	+	+	+	+	+	+
$2{,}5 \cdot 10^{-4}$	+	+	+	+	+	+	+
$1{,}25 \cdot 10^{-4}$	0	0	+	+	+	+	+
$5 \cdot 10^{-5}$	0	0	0	+	+	+	+
$2{,}5 \cdot 10^{-5}$	0	0	0	0	0	+	+

Tabelle 2. *Belichtung von Linum-Wurzeln mit verschiedenen Intensitäten in Eosinlösungen verschiedener Konzentration. 0 keine Lichtkrümmung; + positive Lichtkrümmung.*

Konzentration	Lux						
	250	500	750	1000	1500	2000	3000
$2{,}5 \cdot 10^{-3}$	+	+	+	+	+	+	+
$1 \cdot 10^{-3}$	+	+	+	+	+	+	+
$5 \cdot 10^{-3}$	+	+	+	+	+	+	+
$2{,}5 \cdot 10^{-4}$	+	+	+	+	+	+	+
$1{,}25 \cdot 10^{-4}$	+	+	+	+	+	+	+
$5 \cdot 10^{-5}$	0	+	+	+	+	+	+
$2{,}5 \cdot 10^{-5}$	0	0	+	+	+	+	+

Farbstofflösungen bei entsprechender Konzentration mit einer Intensität belichtet, die eine photodynamisch induzierte positive Reaktion zur Folge hatte, dann die Farbstofflösung durch Leitungswasser ersetzt und weiterbelichtet. Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen die Abb. 5 und 6.

Ganz ähnlich verlaufen die Kurven für die Reaktion der *Sinapis*-Wurzeln, bei denen übrigens die Möglichkeit einer Umkehr der normalen negativen Reaktion noch nicht geprüft worden war, durch diese Versuche aber erwiesen ist.

Der Kurvenverlauf läßt erkennen, daß sich auch bezüglich der Dauer der durch die belichteten Farbstoffe induzierten Wachstumshemmung sehr ausgeprägte Unterschiede zwischen den einzelnen Substanzen ergeben; während bei Erythrosin und Jodeosin diese Hemmung irreversibel ist und sich auch in Wasser noch weiter ausprägt, geht sie bei Eosin langsam, bei Fluoreszein und Oxypyren schnell zurück und wird verhältnismäßig rasch durch die normale, negativ phototropische Krümmung überkompensiert.

Diese Tatsache ist überraschend; man könnte zunächst an eine schnellere Exosmose der weniger nachhaltig wirksamen Farbstoffe aus dem Gewebe denken. Dem widerspricht aber folgender Versuch: Bringt man Wurzeln, denen in der oben beschriebenen Weise durch Fluoreszein oder oxypyrentrisulfosaures Natrium eine positiv phototropische Reaktion induziert worden war, nicht in Wasser, sondern in wasserdampfgesättigte Luft, wodurch eine Exosmose verhindert wird, so tritt auch hier die gegensinnige Bewegung ein, die endlich ebenfalls zu negativ phototropischer Krümmung führt.

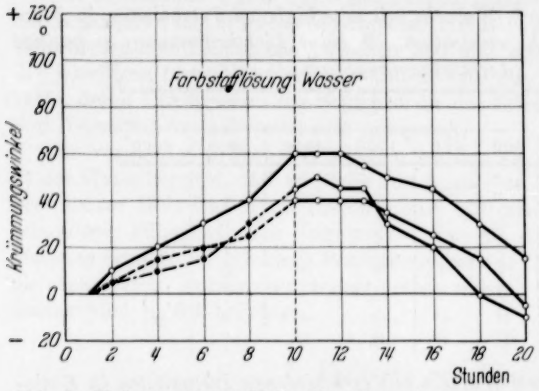


Abb. 5. Krümmung von *Helianthus*-Wurzeln bei einseitiger Belichtung mit 610 Lux in Farbstofflösungen ($2 \cdot 10^{-4}$ mol) und anschließend in Wasser. —o—o— Fluoreszein; · · · · · · · · · · · · · oxypyrentrisulfosaures Natrium; · — · — · Eosin.

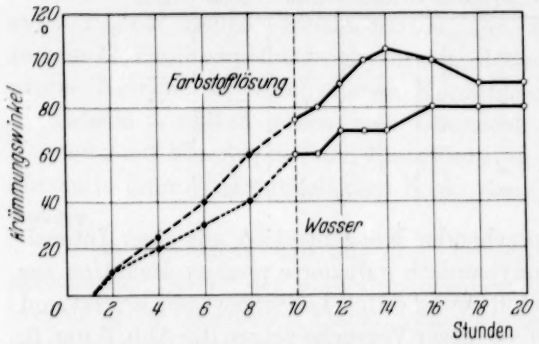


Abb. 6. Krümmung von *Helianthus*-Wurzeln bei einseitiger Belichtung mit 610 Lux in Farbstofflösungen ($2 \cdot 10^{-4}$ mol) und anschließend in Wasser. · — — — · Erythrosin; · · · · · · · Jodeosin.

Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß zunächst die Farbstofflösung aus der Versuchsküvette vollständig abgesaugt und dann auf die Außenküvette mit dem Thermostatenwasser eine Glasplatte aufgekittet wurde. Auf diese Weise war bei Ausschaltung eines Wärmegefälles eine Wasserdampfsättigung und ausreichender Luftvorrat gewährleistet.

Da für das raschere Abklingen der durch Eosin, Fluoreszein und oxypyrentrisulfosaures Natrium induzierten Wachstumshemmung der belichteten Organseite eine schnellere Exosmose nicht verantwortlich gemacht werden konnte, waren die primären Ursachen für diese Erscheinung zunächst nicht zu fassen, vor allem, solange nur die photodynamische Wirkung des permeierten Farbstoffes in Betracht gezogen wurde. Die im nächsten Abschnitt beschriebenen Versuche mit Sprossen ließen nun aber vermuten, daß auch die die Pflanze umgebende belichtete Lösung des fluoreszierenden Farbstoffes Betrag und Richtung der

phototropischen Reaktion sehr tiefgreifend zu beeinflussen vermag; es ist daher vielleicht nicht abwegig, wenn man auch die Inversion des normalen Wurzelphototropismus durch die erwähnten Farbstoffe ähnlichen Wirkungen des nichtpermeierten Farbstoffes zuschreibt, dessen Entfernen ein Hervortreten des bisher überkompensierten normalen Phototropismus zur Folge hat. Die außerdem hinzutretende, für Fluoreszein und oxypyrentrisulfosaures Natrium erwiesenermaßen schwache, photodynamische Wachstumshemmung der Lichtflanke des reagierenden Objektes würde die induzierte inverse Reaktion begünstigen, die normale negative Krümmung schwächen, aber nicht verhindern. Bei Erythrosin und Jodeosin dagegen ist die photodynamische Wirkung des permeierten Farbstoffes so stark, daß die negative Reaktion überhaupt nicht mehr zur Geltung kommt.

Über die Art und Weise der Wirkung belichteter Lösungen fluoreszierender Substanzen auf phototropisch empfindliche Organe sollen erst im Anschluß an die nachfolgend beschriebenen Versuche mit Sprossen einige Überlegungen ausgesprochen werden, da sich erst dann das Problem klarer übersehen läßt.

3. Versuche mit Sprossen.

Nachdem es nicht gelungen war, aphototropische Wurzeln nach entsprechender Sensibilisierung durch einseitige Beleuchtung zu negativ phototropischen Krümmungen zu veranlassen, war kaum zu erwarten, daß Sprosse in der beabsichtigten Weise reagieren würden, da hier ja nicht nur ein indifferentes Stadium, sondern die gegensinnige, normale phototropische Reaktionstendenz zu überwinden ist. Die Versuche, die zur eindeutigen Klärung der Verhältnisse unternommen wurden, brachten aber zum Teil sehr überraschende Ergebnisse.

Es zeigte sich, daß einseitige Belichtung von Sprossen unter Lösungen verschiedener fluoreszierender Farbstoffe innerhalb eines bestimmten Konzentrationsbereiches zu einer relativen Wachstumsförderung der belichteten gegenüber der unbelichteten Flanke führt, die meist etwas später einsetzt als der normale positive Phototropismus, diesen aber im weiteren Verlauf des Versuches derartig überkompensiert, daß es zu negativen Krümmungen bis über 90° kommen kann.

Als invertierend wirksam erwiesen sich Lösungen von Fluoreszein-K innerhalb des Konzentrationsbereiches von $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ bis $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol, oxypyrentrisulfosaures Natrium im Bereich von $1{,}75 \cdot 10^{-3}$ bis $1{,}75 \cdot 10^{-4}$ mol und Eosin-w-gelblich bei $2 \cdot 10^{-4}$ mol. Die optimale Wirksamkeit liegt für die verschiedenen untersuchten Objekte nicht immer bei der gleichen Konzentration, und auch der Verdünnungsbereich, in dem der Effekt noch deutlich wird, ist verschieden; es wird bei der

Beschreibung des Verhaltens der einzelnen Versuchspflanzen auf diese Einzelheiten eingegangen werden.

Unwirksam waren Lösungen von Rose bengale (Dichlortetrajodfluoreszein) im Bereich von $5 \cdot 10^{-4}$ bis $2 \cdot 10^{-5}$ mol, Rhodamin B ($4{,}6 \cdot 10^{-4}$ bis $3{,}2 \cdot 10^{-5}$ mol) und Erythrosin ($4{,}4 \cdot 10^{-5}$ bis $2{,}8 \cdot 10^{-6}$ mol), also gerade Stoffe mit bekannt starker photodynamischer Wirksamkeit. Die unter diesen Substanzen belichteten Sprosse reagierten bei stärkeren Konzentrationen nicht, bei schwächeren positiv phototropisch. Ob bei der positiven Krümmung der normale Phototropismus durch eine photodynamische Wachstumshemmung der Lichtflanke verstärkt wird, wurde nicht geprüft.

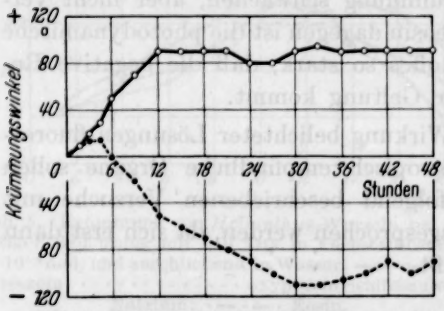


Abb. 7. Krümmung eines Sprosses von *Linum usitatissimum* bei einseitiger Belichtung mit 400 Lux unter einer $2 \cdot 10^{-4}$ molaren Fluoreszeinlösung ------- und unter Phosphatpuffer vom pH 6,4 o—o—o. (Sproßlänge bei Belichtungsbeginn 4 cm, Alter der Keimlinge 10 Tage.)

Untersucht wurden Sprosse von *Linum usitatissimum*, *Helianthus annuus*, *Lepidium sativum*, *Fagopyrum esculentum*, *Sinapis alba* und Koleoptilen von *Avena sativa*. Der Inversionseffekt wurde bei allen geprüften Objekten erhalten.

Bei *Linum* ist der Krümmungsverlauf besonders klar und die Krümmungswerte sind weitgehend konstant. Abb. 7 gibt die Krümmung eines einzelnen *Linum*-Sprosses unter Fluoreszein wieder, deren zeitlicher Ablauf und Winkelwerte sehr gut mit den Mitteln aus 5 Versuchsreihen (30 Pflanzen) übereinstimmen.

Zu Beginn der Belichtung bestimmt offenbar die normale phototropische Reaktion Richtung und Stärke der Krümmung, wie der einheitliche Kurvenverlauf für den unter Fluoreszein und den unter dem ungefärbten Puffer belichteten Sproß zeigt. Nach einigen Stunden setzt die gegenläufige Bewegung ein, die zunächst die positive Reaktion zum Stillstand bringt, dann überkompensiert und so Anlaß zu inverser Krümmung gibt. Der Vergleichssproß zeigt während der gesamten Versuchsdauer positiv phototropische Krümmung.

Bei *Linum* waren bei einer Lichtintensität von 400 Lux Fluoreszeinkonzentrationen von $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ bis $3{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol, oxypyrentrisulfosaures Natrium-Konzentrationen von $1{,}75 \cdot 10^{-3}$ bis $3{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol und die Eosinkonzentration von $2{,}3 \cdot 10^{-4}$ mol wirksam.

Die Sprosse von *Helianthus* zeigten die inverse Lichtkrümmung ebenfalls sehr eindeutig. Die wirksamen Farbstoffkonzentrationen

stimmten bei Eosin und oxypyrentrisulfosaurem Natrium mit den bei *Linum* angeführten überein und lagen bei Fluoreszein zwischen $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol und $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol. Abb. 8 zeigt einen charakteristischen Krümmungsverlauf eines Helianthussprosses unter Eosin; auch hier ist zunächst noch die normale positive Lichtkrümmung zu erkennen, allerdings schwächer ausgeprägt.

Die Verhältnisse bei *Lepidium*, *Sinapis* und *Fagopyrum* liegen so ähnlich, daß auf sie nicht mehr im einzelnen eingegangen werden soll. Nur *Avena* soll noch näher angeführt sein, einmal wegen der Bedeutung, die dieses bestuntersuchte Objekt für jede phototropische Untersuchung haben muß, und zum anderen wegen des etwas abweichenden Verhaltens.

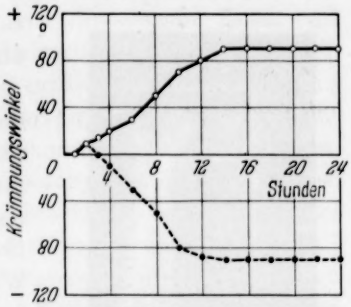


Abb. 8. Krümmung eines Sprosses von *Helianthus annuus* bei einseitiger Belichtung mit 400 Lux unter einer Lösung von Eosin der Konzentration $2{,}3 \cdot 10^{-4}$ mol ····· und unter Phosphatpuffer vom pH 6,4 o—o—o.

Betrachten wir die Kurve (Abb. 9) für einen typischen Krümmungsverlauf einer Haferkoleoptile bei Belichtung unter Fluoreszein, so fällt auf, daß die bei den oben beschriebenen Objekten deutliche positive Primärreaktion hier nicht in Erscheinung tritt; immerhin setzt aber auch hier die negative Krümmung nicht sofort ein. Im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Pflanzen scheinen also bei *Avena* beide Krümmungstendenzen gleichzeitig ihre Wirksamkeit zu entfalten, auch hier überwiegt aber schließlich die zur negativen Reaktion: Die Koleoptilen der Abb. 10 zeigen nach 8stündiger Belichtung eine negativ phototropische Krümmung von etwa 40°.

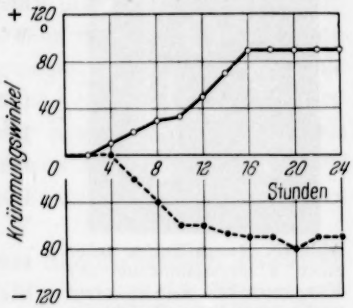


Abb. 9. Krümmung von *Avena*-Koleoptilen bei einseitiger Belichtung mit 400 Lux unter einer Lösung von Fluoreszein der Konzentration $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol ····· und unter Phosphatpuffer vom pH 6,4 o—o—o.

Fluoreszein wirkt in dieser Weise bei Konzentrationen zwischen $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ und $1 \cdot 10^{-3}$ mol, oxypyrentrisulfosaures Natrium bei einer Konzentration von $1{,}75 \cdot 10^{-3}$ mol. Mit Eosin läßt sich bei *Avena* die negative Reaktion überhaupt nicht realisieren; bei Konzentrationen unter $2{,}3 \cdot 10^{-4}$ mol krümmen sich die Koleoptilen positiv phototropisch, bei höheren fehlt jeder Zuwachs und damit auch die Möglichkeit einer aktiven Wachstumskrümmung.

Bei allen angegebenen Objekten hatten stärkere Konzentrationen der wirksamen Farbstoffe keine, schwächere eine positive Krümmung

zur Folge. Eine Entscheidung der Frage, ob es sich bei den positiven Krümmungen unter den Farbstofflösungen nur um den normalen positiven Phototropismus oder noch zusätzlich um eine photodynamische Wachstumshemmung der belichteten Seite, ähnlich wie beim „induzierten Phototropismus" der Wurzeln, handelte, wurde nicht angestrebt; es liegt jedoch nahe, auch hier an einen ähnlichen Effekt zu denken.

Abb. 10. *Avena*-Kultur unter einer Fluoreszeinlösung der Konzentration $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol nach 8stündiger Belichtung (400 Lux) von links. (Die Lichtverteilung auf dem Bilde ist durch die Belichtung während der Aufnahme bedingt.)

Hinzuweisen ist noch auf die Tatsache, daß unter den wirksamen Farbstoffen der photodynamisch aktivste, das Eosin, nur innerhalb eines engen Bereiches und bei einer verhältnismäßig schwachen Konzentration invertierend wirken kann und daß seine Wirkung offenbar zuerst erlischt. Dies läßt — wie die Unwirksamkeit der oben angeführten photodynamisch hochaktiven Farbstoffe — vermuten, daß es sich bei der Inversionswirkung nicht um einen photodynamischen Effekt nach gewöhnlicher Vorstellung handelt, eine Annahme, die sich weiterhin bestätigen sollte.

Kurz noch ein Wort zu der Wirkung des „Dauerbadverfahrens" auf die Versuchspflanzen. Ganz allgemein war eine sehr beträchtliche Resistenz gegenüber den immerhin ungewöhnlichen Bedingungen festzustellen. War das Wachstum zum Teil bedeutend verlangsamt, so war das Aussehen auch nach mehrtägiger Versuchsdauer noch durchaus normal und von dem der Vergleichspflanzen kaum unterschieden. Nur das Ergrünen der Kotyledonen und des Hypokotyls bzw. der Koleoptile blieb in Eosin vollständig aus und war unter Fluoreszein und oxypyrentrisulfosaurem Natrium stark gehemmt.

Die fluoreszenzmikroskopische Untersuchung der Wurzel- und Sproßquerschnitte der Versuchspflanzen zeigte nach wenigen Stunden Badedauer ein Auftreten der Farbstoffe in den Membranen und Lumina der Leitbündel von Wurzeln und Sprossen, sowie im Plasma und den Membranen der Epidermiszellen und den Membranen der äußersten Rindenzellen der Wurzeln. Die Permeation der Außenlösung in das Sproßinnere erfolgte dagegen offenbar weit langsamer als bei der Wurzel; auch bei Sprossen, die viele Stunden unter den Farblösungen belichtet

worden waren, ließen sich nur Farbstoffspuren in den Epidermismembranen nachweisen und der Farbstoff aus den Leitbündeln permeierte ebenfalls nur außerordentlich langsam in die umliegenden Gewebe.

4. Versuche mit Sporangienträgern von Phycomyces Blakesleeanus.

Es schien von Interesse, die Wirkung von Fluoreszein, Eosin und oxypyrentrisulfosaurem Natrium auf die phototropischen Krümmungen der Sporangienträger von *Phycomyces* zu prüfen, vor allem im Hinblick darauf, daß das einzellige, durchsichtige Organ günstige Möglichkeiten für eine kausale Erfassung der Erscheinungen zu bieten schien.

Zu diesem Zweck wurden *Phycomyces*-Sporangienträger, die wie bei den Paraffinölversuchen zur Entwicklung gebracht worden waren, unter Lösungen von Fluoreszein-K der Konzentrationen zwischen $2{,}5 \cdot 10^{-3}$ und $5 \cdot 10^{-5}$ mol, von oxypyrentrisulfosaurem Natrium zwischen $1{,}75 \cdot 10^{-3}$ und $1{,}75 \cdot 10^{-4}$ mol und von Eosin-w-gelblich zwischen $1 \cdot 10^{-3}$ und $2{,}3 \cdot 10^{-5}$ mol einer einseitigen Dauerbelichtung mit Intensitäten von 300—1260 Lux ausgesetzt.

Es ergab sich, daß die Lösungen in Konzentrationsbereichen, die etwa den bei Sprossen wirksamen entsprachen (Fluoreszein über $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol, oxypyrentrisulfosaures Natrium über $1{,}75 \cdot 10^{-4}$ mol und Eosin über $1{,}2 \cdot 10^{-4}$ mol), wohl ein Ausbleiben der normalen positiven Lichtkrümmung, nicht aber eine eindeutig negative Reaktion zur Folge hatten. Da aber in all diesen Konzentrationen ein Zuwachs überhaupt fehlte, läßt sich weder das Ausbleiben der positiven Krümmung als Zeichen einer gegensinnig gerichteten Tendenz deuten, noch auch aus dem Fehlen einer negativen Reaktion ein Schluß auf eine schwächere Inversionswirkung ziehen.

Die Frage nach der Wirkung belichteter fluoreszierender Farbstofflösungen auf das phototropisch reaktionsfähige System der *Phycomyces*-Sporangiophoren muß daher offenbleiben.

5. Analyse des Inversionsphänomens.

a) Die Dunkelwirkung der Farbstoffe. Es ist bekannt, daß verschiedene Farbstoffe im Dunkeln spezifische Wirkungen auf die geotropische Reaktionsfähigkeit pflanzlicher Objekte ausüben können (Boas u. a., s. oben). Es wäre nun denkbar, daß bei einem Aufenthalt der Sprosse unter Farbstofflösungen durch ein solches Wegfallen der geotropischen Reaktionsfähigkeit eine wesentliche Vorbedingung für eine reibungslose Regulierung des orthotropen Wachstums fehlen würde und es daher durch die Unmöglichkeit eines Ausgleichs der endogenen Nutationen auch im Dunkeln zu Krümmungen kommen könnte. Obzwar eine solche Beeinflussung in keinem Falle für die einheitliche negativ phototropische

Reaktion bei Belichtung unter den Farbstofflösungen verantwortlich gemacht werden kann — beim Erhaltenbleiben der phototropischen Reaktionsfähigkeit mußte es zu positiver, bei einer vielleicht eintretenden Hemmung derselben durch den Farbstoff zu einer ungeordneten Krümmung kommen —, wurden doch einige Versuche angestellt, die einer Beobachtung des Wachstums unter unbelichteten Farbstofflösungen dienen sollten, da eine Dunkelwirkung immerhin fördernd oder hemmend in den Ablauf der inversen Krümmung eingreifen konnte.

Bei diesen Beobachtungen ergab sich, daß unter den unbelichteten Lösungen von Fluoreszein ($2{,}5 \cdot 10^{-3}$ bis $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol), Eosin ($1 \cdot 10^{-3}$ bis $1{,}2 \cdot 10^{-4}$ mol) und oxypyrentrisulfosaurem Natrium ($1{,}75 \cdot 10^{-3}$ bis $1{,}75 \cdot 10^{-4}$ mol) die wachsenden Sprosse und Koleoptilen von *Helianthus* und *Avena* stets orthotrop blieben. Auch eine durch Belichtung einer *Helianthus*-Kultur in Luft induzierte positive Lichtkrümmung der Sprosse wird beim Verbringen der Pflanzen unter Fluoreszein ($2{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol) in normaler Weise durchgeführt, selbst wenn die Reaktion beim Zeitpunkt des Überführens der Kultur in den Farbstoff noch nicht eingesetzt hatte[1].

Es kann somit gesagt werden, daß eine Dunkelwirkung der untersuchten Farbstoffe nicht zu irgendeiner Art von Krümmung Anlaß sein kann und daß auch der Ablauf einer Krümmung nicht wesentlich durch sie beeinflußt wird.

b) Zuordnung zu einem Teilprozeß der phototropischen Reaktion. Die Entscheidung der Frage, ob die inverse Reaktionstendenz bereits vor dem Sichtbarwerden einer Reaktion, also in der Perzeptions- oder in der Reizleitungsphase, endgültig induziert wird oder ob zum Herbeiführen einer negativen Krümmung auch die Wirkung des Inversionsmediums während der Reaktion selbst nötig ist, war verhältnismäßig leicht zu treffen. Es wurde dazu eine *Helianthus*-Kultur $^1/_2$ Std unter Fluoreszein ($2{,}3 \cdot 10^{-4}$ mol) mit 400 Lux einseitig belichtet (Reaktionszeit unter diesen Bedingungen 1—$1^1/_2$ Std, Präsentationszeit unter 5 min), dann bei rotem Licht die Farbstofflösung abgesaugt, die Wurzeln unter Wasser gebracht und die Reaktion der Sprosse weiter verfolgt. Die Krümmung war zwar durchwegs schwach, aber stets negativ gerichtet.

Sollten für das Zustandekommen einer phototropischen Krümmung tatsächlich mehrere unterscheidbare Prozesse verantwortlich sein, so würde demnach die Inversionswirkung belichteter Farbstofflösungen bereits der Perzeptions- oder der Reizleitungsphase zuzuordnen sein.

c) Die Reversibilität der Inversion. Wichtig für das Verständnis des Reaktionsmechanismus der negativen Krümmung schien vor allen

[1] Sämtliche Beobachtungen erfolgten bei rotem Licht.

Dingen eine Prüfung der Reversibilität der Inversion. Sie erfolgte durch eine Beobachtung der Reaktionsweise einmal der Sproßteile, die über die Oberfläche der Farbstofflösungen hinausgewachsen und nun der einseitigen Belichtung in Luft ausgesetzt waren, und zum anderen ganzer Sprosse, denen zunächst im Badverfahren eine negative Krümmung induziert worden war und die dann nach Absaugen der Farblösungen in Luft weiterbelichtet wurden. In beiden Fällen zeigte sich bei allen Objekten, bei denen die Möglichkeit einer Inversion festgestellt worden war, eine strenge Rückkehr zu positiv phototropischer Reaktion, d. h. die Inversion der phototropischen Krümmung durch fluoreszierende Lösungen erwies sich als *reversibel*. Abb. 11 zeigt den typischen Verlauf der Krümmung eines *Helianthus*-Sprosses bei Belichtung unter Fluoreszein und in Luft.

Abb. 11. Krümmung von *Helianthus*-Sprossen bei einseitiger Belichtung mit 400 Lux o——o in Luft; ····· unter Fluoreszein ($2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol); o—o—o zuerst unter Fluoreszein ($2{,}5 \cdot 10^{-3}$ mol), dann in Luft.

Daß es sich bei der Rückkrümmung nicht nur um den normalen positiven Phototropismus, sondern auch um eine photodynamisch bedingte Wachstumshemmung der belichteten Flanke handelt, ist deshalb wahrscheinlich, weil sich an den gesamten aus den Farbstofflösungen an die Luft gelangten Pflanzenteilen auffällige Schädigungen einstellten, die sich nur auf eine photodynamische Wirkung des permeierten Farbstoffes zurückführen ließen; sie äußerten sich zunächst in einem Fleckigwerden der Kotyledonen, dann in einem allgemeinen Nachlassen der Turgeszenz und schließlich in einem vollständigen Verdorren der Hypokotyle und der Kotyledonen bzw. der Koleoptilen. Ganz auffällig war die sehr scharfe Abgrenzung dieser photodynamisch geschädigten Zone gegen die unter der Farbstofflösung verbliebenen Pflanzenteile, die auch dann noch längere Zeit frisch und turgeszent blieben, wenn die in Luft befindlichen Sproßenden schon vollständig abgestorben waren.

Der eben skizzierte Befund ist sehr aufschlußreich für die Analyse des Inversionsphänomens; er zeigt eindeutig, daß es sich bei diesem nicht nur um keine photodynamische Wirkung des permeierten Farbstoffes handelt, was schon die Unwirksamkeit photodynamisch hochaktiver Substanzen vermuten ließ, sondern daß überhaupt kein Einfluß des permeierten Farbstoffes für den Effekt verantwortlich gemacht werden kann. Entscheidend für das Zustandekommen der negativen Krümmung ist vielmehr offenbar eine Wirkung der das reagierende

Organ umgebenden Farbstofflösungen, die besonders von photodynamisch schwächeren Substanzen ausgeht, deren wachstumshemmender Einfluß auf die Lichtflanke entsprechend gering ist. Begünstigt wird das Zurücktreten einer photodynamischen Wirkung außerdem durch das Untergetauchtsein der Sprosse unter die Farbstofflösung; da ein photodynamischer Effekt nach TAPPEINER und JODLBAUER (1905) an die Gegenwart freien Sauerstoffes gebunden ist, dürfte es sich hier um eine Folge der erschwerten Sauerstoffversorgung handeln.

Bei den *Phycomyces*-Sporangienträgern ist eine Prüfung der Reaktionsweise nach dem Entfernen der Farbstofflösung aus denselben Gründen wie beim Paraffinöl unmöglich. Sporangienträger, die sich aus der mit Fluoreszein, oxypyrentrisulfosaurem Natrium oder Eosin gebadeten Kultur auf dem getränkten Nährboden neu entwickelten, reagierten bei einseitiger Belichtung in Luft in der normalen, positiven Weise.

Worauf beruht nun aber die eigentümliche Wirkung des Fluoreszeins, des oxypyrentrisulfosauren Natriums und des Eosins, ein von ihnen benetztes pflanzliches Organ auf der belichteten Flanke zu stärkerem Wachstum zu veranlassen? Ist es der Sauerstoffmangel, der nicht nur zu einer Ausschaltung des photodynamischen Effektes, sondern zu einer gegensinnigen Krümmungstendenz führen würde, oder ist es eine Folge einer Absorption bestimmter Spektralbereiche durch die Farbstoffe, ist das p_H maßgeblich beteiligt, ist es eine spezifisch chemische Wirkung, die Substanzen mit ähnlichem Molekülbau oder wirksamen Gruppen zukäme, oder lassen sich schließlich mittelbare oder unmittelbare Beziehungen zu der Fluoreszenz, der auffallendsten Eigenschaft der verwendeten Substanzen, herstellen? Eine Klärung dieser Fragen war das Ziel der Versuche, die im folgenden beschrieben seien.

d) Die Einzelwirkung der Versuchsfaktoren.

a) Der Einfluß der Sauerstoffspannung. Die Frage, ob der verminderte Sauerstoffdruck unter den Lösungen die primäre Ursache für das Inversionsphänomen darstellen könnte, war leicht negativ zu beantworten; eine Belichtung unter den ungefärbten Pufferlösungen, wo bezüglich der Sauerstoffversorgung sicher sehr ähnliche Verhältnisse vorliegen wie unter den Farbstofflösungen geringer Konzentration, führt immer zu normalen, positiv phototropischen Krümmungen der Sprosse. Wie schon erwähnt, kommt es ja auch bei vollständiger Abwesenheit von freiem Sauerstoff zu keiner negativen Reaktion.

b) Die spektrale Filterwirkung der Farbstoffe. Ein weiterer Punkt, in dem sich eine Belichtung mit weißem Licht unter Farbstofflösungen von einer solchen unter Wasser unterscheidet, ist die Absorption gewisser Bereiche des sichtbaren Spektrums durch die gefärbten Substanzen.

Nun ist zwar nicht bekannt, daß bei gleichbleibender Lichtintensität ein Abfiltrieren bestimmter Spektralbereiche zu einer Inversion der normalen Lichtkrümmung führen könnte, doch wurden auch hier zur eindeutigen Klärung der Verhältnisse einige Versuche angestellt. Dazu wurden die Kühlküvetten statt mit Wasser mit den Farbstofflösungen (Fluoreszein-K, Eosin und oxypyrentrisulfosaurem Natrium) in den

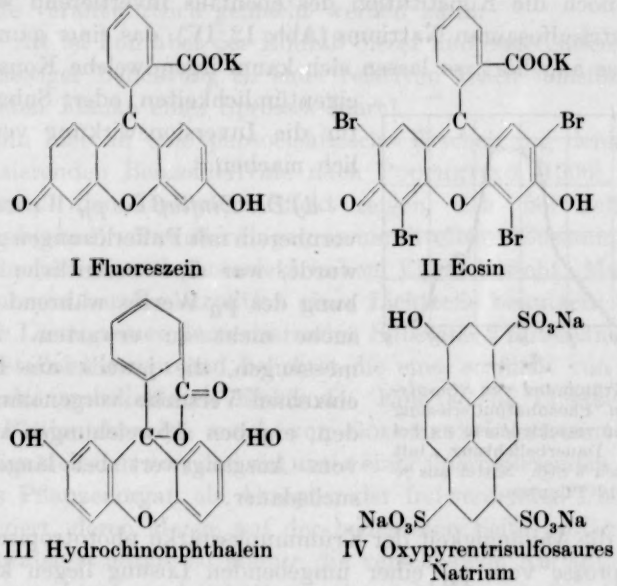


Abb. 12.

wirksamen Konzentrationen gefüllt und die darin befindlichen Versuchsküvetten, in denen sich die Versuchspflanzen mit den Wurzeln in Wasser und mit den Sprossen in Luft befanden, einseitig belichtet.

Alle untersuchten Objekte (*Helianthus*, *Sinapis*, *Avena* und *Linum*) zeigten bei Beleuchtungsintensitäten von 300—1260 Lux positiven Phototropismus.

c) Abhängigkeit der Wirksamkeit von bestimmten chemischen Konstitutionsregelmäßigkeiten der invertierenden Substanzen. Es wurde bereits erwähnt, daß aus der Reihe der Xanthenfarbstoffe nur die 2 Phthaleine Fluoreszein und Eosin, nicht aber andere Brom- und Jodderivate des Fluoreszeins invertierend wirksam sind. Es zeigte sich weiter, daß Belichtung unter Lösungen von Rhodaminen (Brillantrosa, Rhodamin S), Acridinen (Acridinorange) und des Thiazinfarbstoffes Methylenblau nur zu positiv phototropischen Sproßkrümmungen führte. Auch das Phenolphthalein, das sich in seiner roten Alkaliform vom Fluoreszein-K nur durch das Fehlen des Sauerstoffatoms unterscheidet, das den

Xanthenring schließt, hat keinerlei invertierende Wirkung[1]. Endlich wurde noch das Hydrochinonphthalein[2], ein Stellungsisomeres des Fluoreszeins (s. Abb. 12, III), das aber nicht fluoresziert, in den bei Fluoreszein wirksamen Konzentrationen ($2{,}5 \cdot 10^{-3}$ bis $2{,}5 \cdot 10^{-4}$ mol) als Reaktionsmedium benützt; auch hier krümmten sich die Sprosse (*Helianthus*, *Linum*, *Sinapis* und *Avena*) durchwegs positiv phototropisch. Betrachten wir noch die Konstitution des ebenfalls invertierend wirksamen oxypyrentrisulfosauren Natriums (Abb. 12, IV), das einer ganz anderen Stoffklasse angehört, so lassen sich kaum irgendwelche Konstitutionseigentümlichkeiten oder Substituenten für die Inversionswirkung verantwortlich machen.

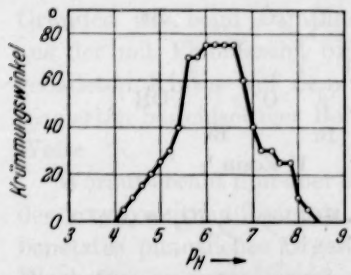


Abb. 13. Krümmung von *Sinapis*-Sprossen in Phosphatpufferlösung ($^1/_{50}$ mol) von verschiedenem p_H bei einseitiger Dauerbelichtung mit 400 Lux nach 6 Std. Mittel aus je 12 Pflanzen.

d) Der Einfluß des p_H-Wertes. Da von vornherein mit Pufferlösungen gearbeitet wurde, war eine wesentliche Verschiebung des p_H-Wertes während der Versuche nicht zu erwarten. Kontrollmessungen, die jeweils am Ende der einzelnen Versuche vorgenommen wurden, ergaben Abweichungen von $\pm 0{,}5$ vom Ausgangswert bei längerer Versuchsdauer.

Über die Abhängigkeit der Krümmungsstärke phototropisch reagierender Sprosse vom p_H einer umgebenden Lösung liegen keine Angaben vor; es wurden deshalb Untersuchungen vorgenommen, die über den Krümmungsverlauf von *Sinapis*-Sprossen bei einseitiger Belichtung unter 1/50 molarem Phosphatpuffer (primäres + sekundäres Phosphat nach SOERENSEN) von verschiedenem p_H-Aufschluß geben sollten. Die Ergebnisse dieser Versuche zeigt Abb. 13: Einem Maximum bei p_H-Werten von 5,6—6,4 stehen in den übrigen Bereichen wesentlich geringere Werte der Krümmungswinkel gegenüber[3]. Es ist klar ersichtlich, daß eine Verschiebung des p_H von 6,4—5,9 keine wesentliche Beeinflussung, von 6,4—6,9 eine Verringerung des Krümmungsbetrages zur Folge hat, in keinem Falle aber eine negative Reaktion eintritt.

[1] Sämtliche angeführten Farbstoffe wurden in den Konzentrationen 1:1000, 1:2500, 1:5000 und 1:10000 verwendet.

[2] Gewonnen durch Kondensation von Phthalsäureanhydrid und Hydrochinon unter den Bedingungen der Fluoreszeinsynthese (s. GATTERMANN-WIELAND, Die Praxis des organischen Chemikers, S. 295).

[3] Die Kurve zeigt übrigens einen ähnlichen Verlauf wie die von STEINKE (1940) für die p_H-Abhängigkeit der phototropischen Krümmung der *Helianthus*-Wurzel gefundene. Allerdings fehlt der Anstieg nach p_H 7, der auch bei STEINKE schlecht belegt ist.

6. Theoretische Folgerungen aus den Versuchsergebnissen.

Die geschilderten Versuche lassen erkennen, daß für die Inversionswirkung von Fluoreszein-, Eosin- und oxypyrentrisulfosauren Natrium-Lösungen weder die veränderte Sauerstoffversorgung, eine Verschiebung des p_H-Wertes, eine Filterwirkung der Farbstoffe für bestimmte Spektralbereiche, noch auch eine spezifische chemische Konstitution der wirksamen Stoffe verantwortlich gemacht werden kann.

Welcher Art ist nun aber der Einfluß dieser fluoreszierenden Stoffe, der bei einseitiger Belichtung zu einer relativen Wachstumsförderung der belichteten Flanke eines Sprosses führt?

Man kann hier an eine photoelektrische Erscheinung denken, da alle fluoreszierenden Benzolderivate nach Pocchetino (1906), Stark und Steubing[1] den Hallwachs-Effekt zeigen, d. h. bei Belichtung Elektronen abgeben, wobei allerdings kein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Fluoreszenz und photoelektrischem Effekt besteht. Man kann dieses Phänomen zur Konstruktion einer Lichtzelle benutzen: Taucht man in eine Lösung einer fluoreszierenden Substanz 2 miteinander verbundene Metallelektroden und belichtet die eine, so fließt von ihr ein Strom zu der unbelichteten Elektrode. Eine solche Lichtzelle aus Eosin mit Platinelektroden wurde von Goldmann konstruiert[2].

Stellt man sich nun vor, daß ein unter einer fluoreszierenden Lösung befindliches Pflanzenorgan als Akzeptor der freiwerdenden Photoelektronen fungiert, deren Menge auf der belichteten Seite größer ist als auf der lichtabgewandten, so könnte die verschiedene Aufladung bzw. Entladung von Licht- und Schattenflanke wohl der primäre Anlaß zu Krümmungsbewegungen sein.

Nehmen wir an, daß beim Zustandekommen der tropistischen Krümmungen die Membranladungen der reagierenden Objekte und deren Änderungen eine maßgebende Rolle spielen, eine Möglichkeit, auf die Suessenguth (1938, S. 125ff.) hinweist, so würde der positive und negative Phototropismus durch eine Wirkung des Lichtes auf entgegengesetzt geladene Systeme zustande kommen; der positiven Krümmung, dem Konkavwerden der Lichtflanke, läge dann eine Verminderung der Ladungen dieser Organhälfte durch das Licht und eine dadurch verringerte Abstoßung der Membranbezirke zugrunde, während das Konvexwerden der Lichtflanke, die negative Reaktion, durch eine Verstärkung der Ladungen und damit der Dehnung durch das Licht erklärt werden könnte. Betrachten wir z. B. das System, das den positiv phototropischen Organen zugrunde liegt, als ursprünglich negativ geladen, so würde die Lichtseite eine relative Positivierung erfahren und dadurch verdichtet und verkürzt werden; bei den negativ phototropischen Objekten

[1] Zitiert nach Plotnikow (1910).

würde durch dieselbe Lichtwirkung die ursprünglich positive Ladung weiter verstärkt und die Membranen der Lichtflanke dadurch gedehnt.

Die Wachstumsförderung der belichteten Sproßseite bei Belichtung unter fluoreszierenden Farbstofflösungen ließe sich als eine Verstärkung der Ladungen durch die Photoelektronen verstehen, welche eine Dehnung der Membranen infolge der gesteigerten Abstoßung zur Folge haben muß und so die Möglichkeit eines verstärkten Einbaues neuer Membransubstanz bieten könnte. Die Ladungszufuhr durch die Elektronen müßte dabei auf der Lichtseite derart überwiegen, daß die oben als Primärwirkung der Belichtung in Luft geforderte Ladungsverminderung auf derselben Flanke überkompensiert würde.

Das schnellere Abklingen der positiven Wurzelreaktion und das Hervortreten der normalen negativen Krümmung bei *Helianthus*- und *Sinapis*-Wurzeln nach dem Entfernen der wirksamen Farbstofflösungen könnte dann durch ein Wegfallen dieser Zufuhr negativer Ladung erklärt werden, die bei den anders geladenen Wurzeln eine Verminderung der Ladungen der Lichtseite, damit eine schwächere Abstoßung und eine Verdichtung der Membran, verursacht hatte, wodurch eine Dehnung dieser Flanke, wie sie dem normalen Phototropismus dieser Organe zugrunde liegt, verhindert worden war.

Die Tatsache, daß nur ganz wenige fluoreszierende Farbstoffe den Inversionseffekt zeigen, läßt sich außer durch deren geringe photodynamische Wirksamkeit im Innern der Pflanze (Fluoreszein, oxypyrentrisulfosaures Natrium) vielleicht durch einen besonders hohen Wert der langwelligen Grenze der lichtelektrischen Wirkung (des roten Grenzlichtes) erklären, d. h. der Wellenlängen, die ein Abspalten der Photoelektronen zur Folge haben. Die Werte sind leider nicht bekannt.

Derselbe Effekt, der hier für das Zustandekommen der Reaktionsumkehr durch Lösungen fluoreszierender Farbstoffe in Betracht gezogen wurde, die Ladungsverstärkung der Lichtflanke durch die Photoelektronen, könnte auch — wie bereits kurz angedeutet — der Inversion der Reaktion durch Belichtung unter Paraffinum liquidum zugrunde liegen. Die Grenzwellenlänge der lichtelektrischen Wirkung für dieses Medium ist zwar nicht bekannt, doch steht fest, daß verschiedene sehr schlechte Leiter noch in verhältnismäßig langwelligen Bereichen den photoelektrischen Effekt zeigen.

Zur weiteren Klärung dieses Problems wäre es von großem Interesse, die Wirkung anderer Substanzen, deren Fähigkeit zum Aussenden von Photoelektronen bekannt ist, auf die phototropische Reaktion von Sprossen und Wurzeln zu untersuchen. Die Schwierigkeit liegt hier nur darin, daß die entsprechend wirksamen Stoffe (Alkalimetalle und -legierungen u. ä.) meist nicht unter einigermaßen physiologischen Bedingungen geboten werden können.

Sind die dargelegten Anschauungen über das Zustandekommen sowohl der normalen wie der inversen phototropischen Krümmung in Einzelheiten noch problematisch, so sind Bedenken gegenüber früheren Theorien des Phototropismus mindestens ebenso berechtigt; es ist ohne weiteres klar, daß die Schaffung oder Verschiebung der elektrischen Potentiale in den reagierenden Organen durch das Licht, die bisher nur im Zusammenhang mit einer Verschiebung des Wuchsstoffes betrachtet wurde, in dem außerordentlich fein abgestimmten und labilen plasmatischen System auch sonst sehr tiefgreifende Veränderungen mit sich bringt. Im übrigen kommen Brauner und Brauner (1937) von ihren Permeabilitätsversuchen her ebenfalls zu der Vorstellung einer Beeinflussung der Ladung der Plasmagrenzschichten durch die Belichtung.

Zusammenfassung.

1. Eine Inversion der phototropischen Reaktion durch Belichtung unter Paraffinum liquidum wird nicht nur bei Sporangienträgern von *Phycomyces* und bei Lebermoosrhizoiden, sondern auch bei den wenig durchsichtigen Keimsprossen dikotyler Pflanzen und bei der *Avena*-Koleoptile erhalten.

2. Einseitige Belichtung unter Lösungen verschiedener fluoreszierender Substanzen führt bei normalerweise phototropisch indifferenten wie bei normalerweise negativ phototropischen Wurzeln zu positiv phototropischen Krümmungen.

3. Diese Reaktionsumkehr ist bei Verwendung von Fluoreszein-K, Eosin-w-gelblich und oxypyrentrisulfosaurem Natrium reversibel.

4. Die Keimsprosse dikotyler Pflanzen und die *Avena*-Koleoptile krümmen sich bei einseitiger Belichtung unter Lösungen von Fluoreszein-K, Eosin-w-gelblich und oxypyrentrisulfosaurem Natrium verschiedener Konzentration negativ phototropisch.

5. Diese Inversion ist in allen Fällen reversibel.

6. Bei der inversen Sproßkrümmung handelt es sich nicht um eine Wirkung des permeierten Farbstoffes; auch eine Änderung der Sauerstoffspannung, eine Verschiebung des p_H-Wertes, eine Filterwirkung der Farbstoffe für einen bestimmten Spektralbereich, oder gewisse chemische Konstitutionsregelmäßigkeiten der wirksamen Substanzen sind nicht verantwortlich zu machen.

7. Es wurde gezeigt, daß die Annahme einer maßgeblichen Beteiligung der Ladungen der reagierenden Systeme und ihrer Änderungen am Zustandekommen der phototropischen Krümmungen geeignet ist, die Inversion sowohl durch das Paraffinöl als auch durch die Lösungen fluoreszierender Farbstoffe dem Verständnis näherzubringen.

Herrn Prof. Dr. Karl Suessenguth bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die freundliche Unterstützung bei ihrer Durchführung zu großem Dank verpflichtet.

Literatur.

VAN AMEIJDEN, U. P.: Geotropism and phototropism in the absence of free oxygen. Rec. Trav. bot. néerl. **14**, 149 (1917). — BLAAUW, A. H.: Licht und Wachstum I. Z. Bot. **6**, 641 (1914). — BOAS, FR.: Zur Kenntnis der Eosinwirkung auf das Wachstum der Wurzeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **45**, 61 (1927). — Eine neue Eosinwirkung auf Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **51**, 274 (1933). — BOAS, FR., u. F. MERKENSCHLAGER: Reizverlust, hervorgerufen durch Eosin. Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 381 (1925). — BOYSEN-JENSEN, P.: Über Wuchsstoff in Wurzeln, die mit Erythrosin vergiftet sind. Planta (Berl.) **22**, 404 (1934). — BRAUNER, L., u. M.: Untersuchungen über den photoelektrischen Effekt in Membranen: Protoplasma (Berl.) **28**, 230 (1937). — BUDER, J.: Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 104 (1918). — Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. dtsch. bot. Ges. **38**, 10 (1920). — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1948. — DU BUY, H. G., u. E. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Erg. Biol. **9**, 401 (1932). — CASTLE, E. S.: The refractive indices of whole cells. The physical basis of the positive phototropism of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **17**, 41, 49 (1933). — CORRENS, C.: Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora (Jena) **75**, 87 (1892). — DASSEK, M.: Der Phototropismus der Lebermoosrhizoide. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 125 (1939). — GUTTENBERG, H. v.: Wachstum und Bewegung. Fortschr. Bot. **10**, 260 (1941). — LANDOLT-BOERNSTEIN: Physikalisch-chemische Tabellen, 5. Aufl. Berlin 1923—1931. — METZNER, P.: Über die Wirkung photodynamischer Stoffe auf *Spirillum volutans* und die Beziehungen der photodynamischen Erscheinung zur Phototaxis I. Biochem. Z. **101**, 33 (1919). — Zur Kenntnis der photodynamischen Erscheinung: Die induzierte Phototaxis bei *Paramaecium caudatum* II. Biochem. Z. **113**, 145 (1921). — Über induzierten Phototropismus. Ber. dtsch. bot. Ges. **41**, 268 (1923). — MILDEBRATH, D.: Untersuchungen über die Beeinflussung der geotropischen Reaktion der Wurzeln von *Zea Mays* nach Vorbehandlung mit Fluoreszeinfarbstoffen und Salzen. Bot. Archiv **34**, 161 (1932). — MUELLER, N. J. C.: Untersuchungen über die Krümmungen der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Bot. Untersuchungen I. Heidelberg (1872—1877). — OLTMANNS, FR.: Über positiven und negativen Phototropismus. Flora (Jena) **83**, 1 (1897). — PAYER, T.: Mémoire sur la tendance des tiges vers la lumière. C. r. Acad. Sci. Paris **15**, 1194 (1842). — PLOTNIKOW, J.: Photochemie, 1. Aufl. Halle 1910. — SCHWEIGHART, O.: Eosin und Keimpflanzen. Beih. Bot. Cbl. **53 A**, 217 (1935). — STEINKE, L.: Untersuchungen über den induzierten Phototropismus bei Keimwurzeln von *Helianthus annuus*. Planta (Berl.) **30**, 757 (1940). — SUESSENGUTH, K.: Neue Ziele der Botanik. München-Berlin 1938. — SYRE, H.: Untersuchungen über Statolithenstärke und Wuchsstoff an vorbehandelten Wurzeln. Z. Bot. **33**, 129 (1938). — TAKEDA, H.: Stimulating action of oxyphthalein colouring matters on the phototropism in rice-seedlings with special reference to its effect on the growth of length. Sci. Rep. Tôhoku Univ. **4**, 557 (1929). — TAPPEINER, H. v., u. F. JODLBAUER: Die Beteiligung des Sauerstoffes bei der Wirkung fluoreszierender Stoffe. Dtsch. Arch. klin. Med. **82** (1905). — ZIEGLER, H.: Inversion phototropischer Reaktionen. Vorl. Mitt., Naturwiss. Rdsch. **2**, 83 (1949).

Dr. HUBERT ZIEGLER, München 38, Menzinger Str. 67,
Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 38, S. 499—502 (1950).

Kurze Mitteilung.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER MÄCHTIGKEIT DES CUTICULAREN HAUTFILTERS UND DER RELATIVEN DEPRESSION DES CHLOROPHYLLSPIEGELS IN STARK BESONNTEN GEWEBEN.

Von

CAMILL MONTFORT.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Mai 1950.)

Der Epidermis wird in der physiologischen Pflanzenanatomie außer der bekannten Bedeutung für den Wasserhaushalt auch eine optische Schutzwirkung für das grüne Mesophyll zugeschrieben. Sie soll je nach der anatomischen und chemischen Ausgestaltung der äußeren Membran oder des Zellinhaltes vor allem als Ultraviolett-Filter wirken und das empfindliche Assimilationsgewebe dem photochemischen Angriff der kurzwelligen Strahlen des Sonnenlichtes entziehen.

An der grundsätzlichen Richtigkeit dieser Anschauung dürfte seit der Arbeit von METZNER (1930), neuerdings vor allem nach den Beobachtungen BÜNNINGS (1947) nicht zu zweifeln sein. Werden diese Vorstellungen mit der weit verbreiteten Lehrmeinung von der *Lichtbeständigkeit* des Chlorophylls in den vom Hautfilter überdeckten lebenden Chloroplasten des Mesophylls verknüpft, so könnte man zunächst einmal erwarten, die Widerstandsfähigkeit des Chlorophylls in den Plastiden photo*labiler* Pflanzen gegenüber ungeschwächtem Sonnenlicht sei um so stärker, je ausgeprägter sich die optischen Eigenschaften des Strahlenfilters erweisen. Und da der optische Schutz im Sinn der Filtertheorie der Epidermis bei gleicher Beschaffenheit des Zellsaftes überwiegend von der Mächtigkeit und dem Grad der Cuticularisierung der Außenwand abhängt, wobei Cuticula und Cuticularschichten im Extrem, — worauf schon STAHL (1909) hingewiesen hat — geradezu als ein *Gelbfilter* wirken müssen, das außer Ultraviolett und Violett auch Blau noch stark abschwächt, so liegt nichts näher als die Annahme, es müßten enge Beziehungen bestehen zwischen dem Grad der Photolabilität des grünen Gewebes und der Dicke des cuticularen Hautfilters.

Nun haben aber kürzlich vorgeführte neue Beobachtungen gezeigt, daß der Fragenkomplex der biochemischen Wesenszüge photolabiler Pflanzen, vor allem der Tatbestand einer im lebenden Mesophyll der Sonnenblätter bei Schönwetterperioden fortschreitenden photochemischen *Zerstörung* von Chlorophyllmolekülen bei vorhandener Intaktheit des Hautfilters, mit Hilfe einer einfachen Filtertheorie keineswegs befriedigend geklärt werden kann (MONTFORT 1948, 1950). Da indessen in unseren bisher veröffentlichten Versuchen keine vergleichenden Messungen der Cuticularisierung der Epidermis vorgenommen wurden, erschien es gerade

im Anschluß an Beobachtungen von METZNER an verschieden dicken Epidermis-Außenwänden von Zwiebelschuppen lohnend, diesem Punkt bei unseren Versuchspflanzen größere Aufmerksamkeit zu widmen.

Verschiedene Wege sind möglich. Einmal kann der Grad der relativen Depression des Chlorophyllspiegels im Sonnenmesophyll gegenüber dem Schattenmesophyll bei einer Reihe von Pflanzen abgestufter Photolabilität mit der Beschaffenheit ihrer Epidermis-Außenwand verglichen werden. Bei großen Unterschieden im anatomischen Bau der Blattepidermis wird man schon ohne genauere Prüfung der Durchlässigkeit des lebenden Hautfilters, worüber wir BÜNNING wenigstens für den sichtbaren Bereich der Strahlung wertvolle Messungen verdanken, wichtige Fingerzeige erhalten.

Ein anderer Weg bietet sich bei den Sprossen von *Viscum album* mit ihrem korkfreien chlorophyllreichen Rindengewebe durch den Vergleich zwischen Epidermisbau der aufeinanderfolgenden Internodien (Altersklassen) und Chlorophyllgehalt des entsprechenden Rindengewebes an Sonnen- und Schattenflanken stark bestrahlter Sonnensprosse der Südseite des Busches.

Methodik: Anatomische Prüfung an Schnitten des lebenden Gewebes und Messung der Epidermis-Außenwand sowie der Dicke von Cuticula + Cuticularschichten nach Behandlung mit Sudan-Glyzerin. Prüfung des Chlorophyllgehaltes an gleichen Mantelflächen der Rinde. Bestimmung der E-Werte in methanolischen Gesamtextrakten im Pulfrichphotometer bei Filter S 61 (λ 610 mμ) sowie der relativen Chlorophyllwerte unter Benutzung einer Eichkurve mittels lichtelektrischem Colorimeter von B. LANGE nach Vorschaltung des Rotfilters RG 2.

Abb. 1 läßt keinen Zweifel darüber, daß ausgesprochene Beziehungen zwischen der Dicke des cuticularen Hautfilters und der relativen Depression des Chlorophyllspiegels im Mesophyll beim Vergleich von stark besonnten Blättern mit sehr dünnen, mäßig dicken und sehr starken Cuticulae *nicht* bestehen[1]. In sämtlichen Bereichen der Mächtigkeit des (hypothetischen) epidermalen Strahlenfilters von 0,6—15,6 μ Dicke der Cuticula gibt es Formen mit photostabilem und solche mit photolabilem Mesophyll. Beim Vergleich normal grüner mit erblich chlorophyllarmen Formen einer Spezies erweist sich die Stammform mit einem relativen Chlorophyllgehalt von Scha zu So = 100:110 (im Extrem bis 226[2])

[1] Bei 1 (*Scolopendrium*) gilt der höhere Wert für den Vergleich von So- und Scha-Blättern vom *gleichen* Stock, der niedrige für So- gegenüber Scha-Stöcken. Bei 3 (Aurea-Ulme labil) kann der So-Wert sogar bis auf 5%, bei 5 (Aurea-Hopfen labil) auf 23%, bei 12 (*Fagus* labil) auf 25%, bei 13 (*Rhododendron*) auf 18% und bei 15 (*Hedera*) auf 21% herabgesetzt sein. Bei 17 (*Taxus* stabil) lieferten extrem resistente Büsche in So den Relativwert 133.

[2] Die hohen Chlorophyllwerte in der Abb. 1 bei 7 (*Mahonia*) und 24 (*Nerium Oleander*, 1jährige Blätter) beruhen nicht notwendig auf einer entsprechend starken Differenzierung und Dicke des Sonnenmesophylls. Das gilt nur für *Mahonia*. Bei den Oleanderblättern hingegen verhalten sich die Volumina des Mesophylls in Scha : So wie 100 : 106, während die entsprechenden relativen Chlorophyllwerte 100 : 202 betragen!

als photostabil, während die Aureaform aus kürzlich dargelegten Gründen (MONTFORT 1948, 1950) auch dann die starke Depression des Chlorophyllgehaltes im Sonnenlicht aufweist, wenn das cuticuläre Strahlenfilter gleich stark oder gar stärker ausgeprägt ist als bei der Stammform. Das Maximum der Depression wird im Bereich derber

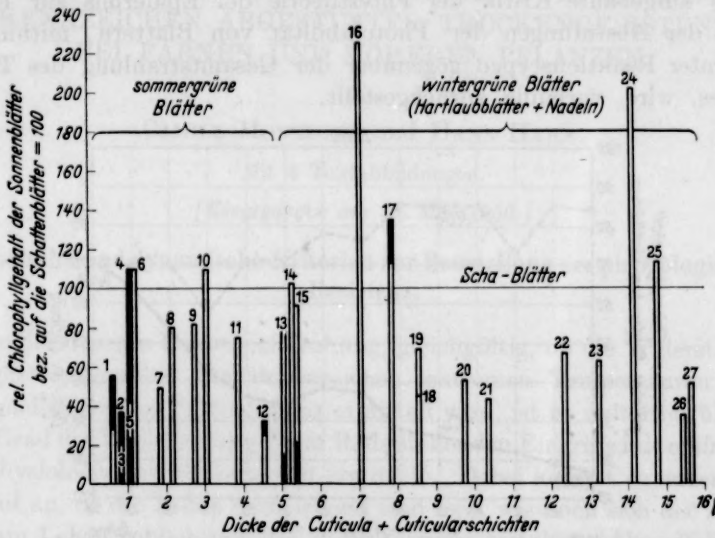

rel. Chlorophyllgehalt der Sonnenblätter bez. auf die Schattenblätter = 100
sommergrüne Blätter
wintergrüne Blätter (Hartlaubblätter + Nadeln)
Scha-Blätter
Dicke der Cuticula + Cuticularschichten
µ

Abb. 1. Dicke der Cuticula der Blattepidermis und flächenrelative Depression des Chlorophyllspiegels der Sonnenblätter von sommergrünen und wintergrünen Pflanzen, bezogen auf den Farbstoffgehalt der Schattenblätter der gleichen Individuen. Sommergrüne Blätter vom Sommer 1949, die übrigen vom Frühjahr 1950. *1 Scolopendrium vulgare*; *2 Polypodium vulgare*; *3 Aurea-Ulme (Ulmus dampsieri wredei)*, labil; *4 Aurea-Ulme (Ulmus dampsieri wredei)*, stabil; *5 Aurea*-Hopfen, labil; *6 Aurea*-Hopfen, stabil; *7 Ajuga reptans*; *8 Fraxinus excelsior*, labil; *9 Ligustrum vulgare*; *10 Fraxinus excelsior*, stabil; *11 Fagus silvatica*, stabil; *12 Fagus silvatica*, labil; *13 Rhododendron* spec., labil; *14 Pinus silvestris*; *15 Hedera helix*; *16 Mahonia aquifolium*; *17 Taxus baccata*, stabil; *18 Rhododendron* spec., labil; *19 Coloneaster salicifolius*; *20 Taxus baccata*, labil; *21 Rhododendron* spec., labil; *22 Buxus sempervirens*, Unterseite besonnt; *23 Buxus sempervirens*, Oberseite besonnt; *24 Nerium Oleander*, 1jährig; *25 Nerium Oleander*, 2jährig; *26 Viscum album*, 2jährig; *27 Ilex aquifolium*, 1jährig.

Hartlaubblätter erstaunlicherweise bei *Viscum* gefunden, obwohl hier das stärkste natürliche Gelbfilter das Mesophyll bedeckt!

Abb. 2 ist besonders lehrreich. Hier erfaßt die Analyse des interessanten Naturversuches an den 12 Internodien eines extremen Sonnensprosses der Kiefernmistel die photochemischen Auswirkungen der Strahlung als Funktion aller Abstufungen der Mächtigkeit des natürlichen Strahlenfilters an *einheitlichem* Erbgut. Trotz des ziemlich gleichmäßig ansteigenden Verlaufs der Kurve für die Dicke der Cuticula[1] läßt die Kurve der relativen Depression des Chlorophyllspiegels der Rinde eine aus optischen Gründen im Sinne der Schutzschirmtheorie zu fordernde *Gleichläufigkeit* völlig vermissen. Eher könnte man von einer

[1] Frl. I. FELGNER bin ich für ihre Hilfe bei den mikroskopischen Messungen zu Dank verpflichtet.

leichten Verstärkung der photochemischen Wirkung auf die Chloroplasten vom 6. Jahr ab, parallel mit der Verstärkung der Cuticula, aber wohl in ursächlichem Zusammenhang mit dem Alter sprechen[1].

Es scheint uns, daß die Ergebnisse für sich selbst sprechen. Ihre Auswertung für eine allgemeine, auf vergleichend-ökologischer Basis aufgebaute Kritik der Filtertheorie der Epidermis zur Erklärung der Abstufungen der Photolabilität von Blättern, mithin bestimmter Reaktionstypen gegenüber der Gesamtstrahlung des Tageslichtes, wird vorläufig zurückgestellt.

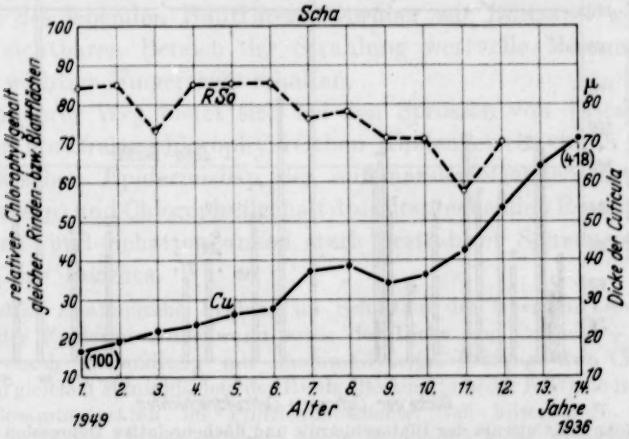


Abb. 2. Dicke des cuticularen Gelbfilters (*Cu*) und flächenrelative Depression des Chlorophyllspiegels der Sonnenrinde (*R So*) an aufeinanderfolgenden Internodien eines Sonnensprosses von *Viscum album* (Kiefernmistel), bezogen auf den Farbstoffgehalt der jeweiligen Schattenflanke (*Scha*).

Literatur.

BÜNNING: In den Wäldern Nord-Sumatras. Bonn 1947. — METZNER: Über das optische Verhalten der Pflanzengewebe im langwelligen ultravioletten Licht. Planta (Berl.) **10** (1930). — MONTFORT: Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. Natur u. Volk. Ber. Senck. Ges. **78** (1948). — Photochemische Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. Z. Naturforschg **5b** (1950). — MONTFORT u. KRESS-RICHTER: Reversible photochemische Chlorophyllzerstörungen in besonnten Laubblättern von Aureaformen und ihre Beziehungen zu Strahlungsklima und Erbgut. Planta (Berl.) **38** (1950). — STAHL: Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.

[1] Da ja nicht die maximal bestrahlten Zellen mit den minimal bestrahlten, vielmehr die *gesamte* (vordere) So-Flanke mit der *gesamten* (hinteren) Scha-Flanke verglichen wird, müssen die relativen Chlorophyllwerte für die *maximal* bestrahlte Fläche der So-Flanke bei diesem Vergleich noch viel zu hoch angetroffen werden. Für den Chlorophyllwert der (in ihren Plastiden am stärksten *vergilbten!*) obersten 2 Lagen der Rinde, die das stärkste Sonnenlicht erhielten, können höchstens 40—50 % der Werte der entsprechenden Schattenzellen angesetzt werden!

Professor Dr. CAMILL MONTFORT, Frankfurt a. M., Senckenberg-Anlage 27, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 38, S. 503—515 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

ATMUNG UND ASSIMILATION ALS DYNAMISCHE KENNZEICHEN ABGESTUFTER TROCKENRESISTENZ BEI FARNEN UND HÖHEREN PFLANZEN.

Von

Camill Montfort und Hans Hahn.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Mai 1950.)

1. Statische und dynamische Kriterien zur Beurteilung der physiologischen Resistenz.

In der neueren Resistenzforschung, gleichgültig, ob die Widerstandsfähigkeit gegenüber Strahlenbereichen, extremen Temperaturen oder Entquellungen des Protoplasmas ermittelt wird, ist es weiterhin üblich, den Grad der Überwindung des in Rede stehenden Eingriffs mit einfachen zellphysiologischen Kriterien zu ermitteln. Dabei kommt es wesentlich darauf an, ob die Zellen noch lebend sind bzw. wie hoch sich der Anteil der am Leben gebliebenen Zellen im Gewebe gestaltet. Als zellphysiologische Kriterien der Intaktheit des Protoplasten dienen meist Plasmolysierbarkeit oder Fähigkeit zu normaler Deplasmolyse, Ermittlung des Viscositätsgrades oder Fähigkeit zur Vitalfärbung mittels bestimmter Farbstoffe (Biebl 1937, 1938, 1939, Chien-RenChu 1936, Iljin 1930, 1933, Oppenheimer 1932, Pisek und Berger 1938, Pisek und Cartellieri 1932, Kessler und Ruhland 1938). Dabei nimmt man stillschweigend an, mit der Erhaltung oder Wiederkehr des normalen zytomorphologischen und zellphysiologischen Gefüges, soweit es mit jenen Kriterien erfaßt wird, werde auch das funktionelle „Gefüge", mithin die *Leistung* der Zelle wieder ganz oder doch weitgehend normal sein. Lebendigkeit an sich wird also mit physiologischer Leistung gleichgesetzt.

Gegen diese Beweisführung dürfte solange nichts Gewichtiges einzuwenden sein, als es sich um Gewebe handelt, deren Leistungen sich im wesentlichen in der Regulierung der Wasserökonomie, im osmotischen Austausch von Stoffen oder in einfachen fermentativen Spaltungen oder Synthesen und ähnlichen Funktionen erschöpfen. Hierher dürften Epidermen, gewisse Speicher- und andere Parenchymgewebe gehören, obgleich beispielsweise bezüglich der Intensität der *Atmung* auch in diesen Fällen — etwa bei einer starken Bestrahlung oder nach vorausgegangener Entquellung — mit bestimmten Nachwirkungen zu rechnen

sein wird, deren Ausmaß unbekannt ist, wohl auch bei einzelnen Typen sehr verschieden sein dürfte und die Intensität auch der übrigen genannten Funktionen unübersehbar zu beeinflussen vermag.

Ein anderes Gesicht bekommt die Frage, sobald *Assimilations*gewebe betrachtet und in ihrer Resistenz gegenüber bestimmten Eingriffen vergleichend bewertet werden sollen. Was besagt hier der einfache zellphysiologische Befund, daß die Zellen einige Zeit nach Wiederherstellung des ökologisch normalen Lichtfeldes, normaler Temperatur oder normaler Wassersättigung des Gewebes zu 96—100% am Leben geblieben sind? Leben an sich, gleichsam das „nackte" Leben, bedeutet ja unter solchen Umständen nichts oder bestenfalls eine *Voraussetzung* für bestimmte Leistungen. Auf diese Leistungen aber kommt es an, vornehmlich darauf, mit welcher Geschwindigkeit die lebenswichtigen Funktionen wieder in Gang kommen, wann und in welchem Ausmaß sie die frühere Normalleistung wieder erreichen.

Hier versagt die statische Methode und nur ein *dynamisches* Kriterium des funktionellen Verhaltens in der Zeit vermag etwas darüber auszusagen, in welchem Ausmaß der Eingriff in das Gefüge des Protoplasmas und seiner Organe überwunden ist. Gestalt und Höhenlage der Zeitkurven von Atmung und Assimilation nach Wiederherstellung normaler Bedingungen werden so zu Kennzeichen der physiologischen Gestalt (MONTFORT 1936, 1937, 1941). Denn man muß ja damit rechnen, daß es für die Verhaltensweise als solche keine „Norm" der funktionellen Überwindung des Eingriffes in „die Zelle" bzw. „die Pflanze" gibt. Jene Kennzeichen der physiologischen Gestalt haben sich, wo immer sie auf ihre Beziehungen zu Umwelt und Erbgut näher geprüft wurden, als vorwiegend *konstitutionelle* Prägungen aller Abstufungen der physiologischen Resistenz erwiesen. Sie werden mithin zu brauchbaren Wesenszügen für eine vergleichende Beurteilung der Reaktionstypen.

2. Der zeitliche Verlauf von Atmung und Assimilation in der Nachwirkung abgestufter Entquellungen nach Wiederherstellung der Wassersättigung.

a) Methodische Bemerkungen.

Die Bestimmung des Wassergehaltes bei der Entquellung der Gewebe (bezogen auf die maximale Wassersättigung) erfolgt mittels einer Torsionswaage in Anlehnung an die von STOCKER (1927) bei der Prüfung von Flechten, sowie von KALTWASSER (1938) bei der Untersuchung von Meeresalgen geschilderte Methode. Für die Bestimmung der Atmung und Assimilation dient die gleiche verbesserte Apparatur nach BOYSEN-JENSEN zur Messung des CO_2-Gehaltes der Luft, deren Kennzeichen und ausreichende Exaktheit der CO_2-Bestimmung in der kürzlich erschienenen Arbeit von MONTFORT und ROSENSTOCK (1950) eingehend dargelegt sind.

Erhaltung der Temperaturkonstanz in den Versuchskammern am Gewebe selbst auf 0,3 ° C. Zur Schaffung optimaler Bedingungen für die Öffnung der

Stomata Vorschaltung zweier Kammern mit in Wasser hängenden Filtrierpapierstreifen. Kontrolle der Wassersättigung der Luft in der Versuchskammer mittels geeichtem Haarhygrometer. In jeder Serie Prüfung des Öffnungszustandes der Stomata an Kontrollblättern mittels der Infiltrationsmethode. Außer bei *Polypodium vulgare*, wo die Spalten trotz Wasserdampfsättigung der Luft aus unbekannten Gründen nur eine geringe Öffnung zeigten und infolgedessen nur sehr geringe Assimilationsüberschüsse auftraten, waren überall günstige Bedingungen für die Diffusion des CO zum Mesophyll gegeben. Bei *Ceterach officinarum* und *Asplenium trichomanes* konnten wegen unregelmäßiger Einquellung der vorher entquollenen Blätter und infolge des Auftretens von Infiltrationsflecken nur zellphysiologische Kriterien des Lebenszustandes benutzt werden. Auf eine Ermittlung des Gaswechsels mußte hier verzichtet werden.

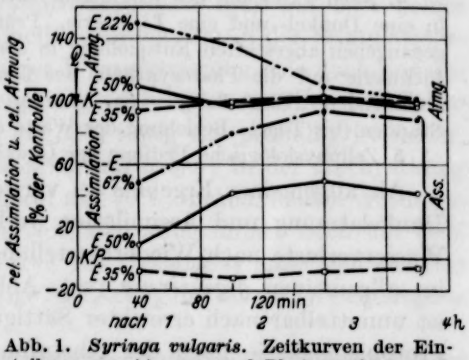


Abb. 1. *Syringa vulgaris.* Zeitkurven der Einstellung von Atmung und Photosynthese nach Wiedereinquellung des Blattgewebes im Anschluß an vorausgegangene Entquellungen *E* auf 67, 50, 35 und 22 % des maximalen H_2O-Gehaltes. *Atmg.* Atmung im Dunkeln; *Ass.* Assimilationsüberschuß; *K.* Leistungen der nicht entquollenen Kontrollen (= 100 gesetzt); *K. P.* Kompensationspunkt; *Q.* Zeitpunkt der erfolgten Wassersättigung nach der Einquellung.

Die in den Abbildungen vorgeführten Werte sind Originalwerte einer Versuchsreihe, sie stellen also keine Mittelwertskurven dar. Jedoch wurden die meisten Versuchsserien bei bestimmten Entquellungsgraden mehrmals wiederholt. Dabei zeigte sich die gute Reproduzierbarkeit der Werte bei Abweichungen von durchschnittlich 5%.

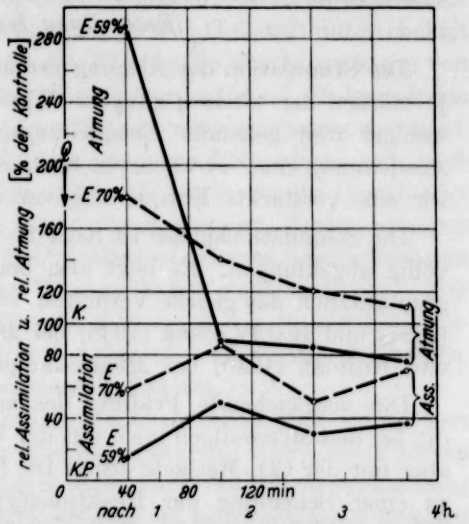


Abb. 2. *Caltha palustris.* Zeitkurven der Einstellung von Atmung und Photosynthese nach Wiedereinquellung des Blattgewebes im Anschluß an vorausgegangene Entquellungen *E* auf 70 und 59 % des maximalen H_2O-Gehaltes. Sonst wie Abb. 1.

Eine vollständige Versuchsserie mit einer bestimmten Versuchspflanze umfaßt folgende Stufen:

1. Vorproben zur Feststellung des Durchschnittswertes für Dunkelatmung und Assimilationsüberschuß der abgetrennten, H O-saugenden Blätter in konstantem Lampenlicht bei voller Wassersättigung des Gewebes in feuchter strömender Luft (Kontrollen).

2. Herstellung bestimmter Abstufungen des Wassergehaltes der vorgeprobten Gewebe durch Aufenthalt der Blätter in Zimmerluft oder über Salzlösungen. In einigen Fällen zeitliche Ausdehnung bestimmter Entquellungsgrade auf mehrere Tage bis 3 Wochen.

3. Einquellung der nach Grad und Zeitdauer gekennzeichneten Entquellungsstufen und Verfolgung der Wassersättigung mittels Torsionswaage.

4. Nach Erreichen des maximalen Sättigungsgrades Trennung des Materials in eine Dunkel- und eine Lichtserie. Prüfung der Nachwirkungen der vorausgegangenen abgestuften Entquellung in der Dunkelserie auf die Atmung, in der Lichtserie auf die Photosynthese des Gewebes. Verfolgung der in Zeitphasen ablaufenden „Einstellung" von Atmung und CO_2-Assimilation über mehrere Stunden (bis Tage); Beziehung der Werte auf die Leistungen der Kontrolle.

5. Zellphysiologische Prüfung der Gewebe auf Plasmolysierbarkeit der Zellen.

Als allgemeines Ergebnis sei vorweggenommen: die Zeitkurven für Dunkelatmung und Assimilation verlaufen im Anschluß an stärkere Wasserverluste nach Wiederherstellung des maximalen Wassergehaltes im allgemeinen *gegensinnig* (vgl. Abb. 1 und 2). Die Photosynthese ist unmittelbar nach erreichter Sättigung des Gewebes (und damit des Protoplasmas) je nach der Abstufung der physiologischen Resistenz mehr oder minder stark herabgesetzt. Zur gehemmten Photosynthese gesellt sich eine anfängliche Steigerung der Atmung, die bei empfindlichen Typen den Dunkelwert der CO_2-Abgabe des nicht entquollenen Gewebes im Extrem bis auf 290% anschnellen läßt.

b) Die Atmung in Abhängigkeit von Grad und Dauer der vorausgegangenen Entquellung des Gewebes.

Die Stimulation der Atmung erreicht ein um so größeres Ausmaß, je stärker der vorausgegangene Wasserverlust ist oder je länger ein weniger weit gehender Entquellungsgrad ausgedehnt wird. Zeitliche Ausdehnung einer schwächeren Entquellung auf einige Tage wirkt meist wie eine verstärkte Entquellung von kurzer Dauer.

Die Stimulationsphase ist nach 1—3 Std, gelegentlich schon früher, völlig abgeklungen. Es liegt also bei kormophytischen *Landpflanzen* grundsätzlich das gleiche Verhalten vor wie es früher von MONTFORT (1937) und KALTWASSER (1938) bei *Meeresalgen*, von STÅLFELT (1937) und ROMOSE (1940) bei *Moosen* aufgefunden wurde.

Die vergleichende Prüfung des zeitlichen Verlaufs der Atmung, die bei den Meeresalgen noch mit der WINKLERschen O_2-Methode, jetzt aber mit der CO_2-Methode erfaßt ist, führt auch bei den Landpflanzen zu einer Scheidung der Reaktionstypen: Unter den Samenpflanzen erfordern Mesophyten wie *Syringa vulgaris* oder *Convolvulus sepium* zu einer ansehnlichen Anfangssteigerung der Atmung eine viel stärkere frühere Entquellung des Mesophylls als Hygrophyten wie *Caltha palustris* oder *Cystopteris fragilis*.

Es wäre indessen verfehlt, hierin ganz allgemein eine funktionelle Auswirkung des *anatomischen* Charakters oder der verschiedenen Möglichkeiten zur Einschaltung von Transpirationswiderständen zu

erblicken. Das zeigt schon der Vergleich zwischen einem hygromorphen Farn und einer hygromorphen Blütenpflanze. Ein so leicht welkendes Gewebe wie die Blätter von *Cystopteris fragilis* muß auf 30% seines maximalen Wassergehaltes entquollen werden, um in der Stimulationsphase seiner Atmung nach erfolgter Wassersättigung eine auch nur annähernd so starke Atmungssteigerung zu erleiden, zu der bei *Caltha palustris* nur ein Wasserverlust auf 58% nötig ist. Auffällig ist ferner, daß die derben Wedel von *Scolopendrium vulgare* in der Nachwirkung einer sehr mäßigen Entquellung auf nur 70%, im maximalen Atmungswert der Stimulationsphase die Normalatmung immer noch um 50% gesteigert zeigt, während die Kurve von *Cystopteris* unter den gleichen Bedingungen nur noch eine 10%ige Steigerung der normalen CO_2-Abgabe aufweist (vgl. Abb. 3).

Bemerkenswert erscheint uns die Verschiedenheit des Verhaltens der beiden wintergrünen Farne *Scolopendrium vulgare* und *Polypodium vulgare*. Die Kurve für *Polypodium* rückt in der Abb. 3 sehr weit nach links. bei dem schon beträchtlichen Entquellungsgrad auf 30%, den *Scolopendrium* und *Cystopteris* nach der Wiedereinquellung mit der noch ansehnlichen Steigerung der Atmung auf 230—240% beantworten, reagiert die fermentative Atmungseinrichtung des Protoplasmas von *Polypodium* nur mäßig. Bei einer früheren Entquellung auf 40% H_2O-Gehalt unterscheidet sich bei den Blättern des Engelsüß die CO_2-Abgabe überhaupt kaum von derjenigen der nicht entquollenen Kontrollen, während *Scolopendrium* und *Cystopteris* hier schon mit 95 bzw. 80% Atmungssteigerung reagieren. Jene *hohen* Werte einer Stimulation treten bei *Polypodium* erst nach sehr viel stärkeren Entquellungsgraden auf, bei denen das Gewebe der beiden genannten Farn-Partner längst abgestorben ist. Zudem ertragen beim Engelsüß die diesjährigen Wedel selbst so extreme Austrocknungen wie die auf 2,5% des maximalen Wassergehaltes wenigstens kurze Zeit in dem zu 50% überlebenden Gewebe ebenso gut wie die zeitliche Ausdehnung einer Entquellung auf 5% während 2 oder sogar 3 Wochen, wobei kein nennenswerter Gewebsanteil abstirbt.

Die Lage der in Abb. 3 eingetragenen Grenzlinien beim Höchstwert der Kurven, d. h. der auf der Abszisse ablesbare Grad der früheren Entquellung, jenseits dessen das Gewebe nach der Wiedereinquellung größtenteils abgestorben ist, erscheint uns so kennzeichnend, daß wir jenen Wert zur Charakterisierung der Abstufungen der funktionellen Resistenz gegenüber einer Entquellung des Protoplasmas glauben verwenden zu dürfen. Da der eine von uns (Montfort 1948, 1950) in gewisser Hinsicht entsprechende Erscheinungen gegensätzlicher Prägungen bei den Abstufungen der *Starklicht*resistenz, also der *Photo*stabilität bzw. Labilität aufdecken konnte, erscheint es uns auch hier berechtigt — und zwar schon nach der Wirkung, die eine frühere Ent-

quellung auf die *Atmung* des wieder maximal gequollenen Protoplasmas ausübt —, den xero*stabilen* Reaktionstyp von einem xero*labilen* abzugrenzen, mit dem er freilich durch alle Übergänge ebenso allmählich verbunden ist wie der photostabile mit dem photolabilen Reaktionstypus im Hinblick auf das Ertragen der ultravioletthaltigen Gesamtstrahlung des Tageslichtes.

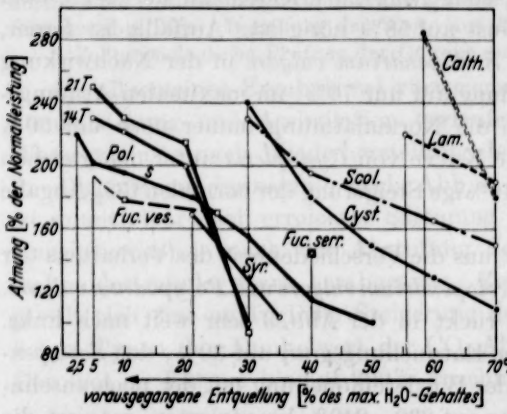


Abb. 3. Die maximale Atmungssteigerung in der Stimulationsphase nach der Wiedereinquellung der Gewebe als Funktion von Grad und Zeitdauer der früheren Entquellung. Vergleich zwischen xerostabiler und xerolabiler Reaktionsweise. *14 T.* nach 14tägigem Verweilen bei 5 % des maximalen H_2O-Gehaltes; *21 T.* nach 21 tägigem Verweilen bei 5 % des maximalen H_2O-Gehaltes; *s* sofort nach Erreichen von 5% des maximalen H_2O-Gehaltes. Die Ordinaten bei den maximalen Atmungswerten geben jeweils die Grenzen des Entquellungsgrades an, nach dessen Überschreitung das Gewebe bei der Wiedereinquellung abstirbt und daher wieder schwächere Atmungswerte liefert. *Pol. Polypodium vulgare; Fuc. ves*; *Fucus vesiculosus* (litoral); *Fuc. serr. Fucus serratus* (sublitoral); *Syr. Syringa vulgaris*; *Scol. Scolopendrium vulgare; Cyst. Cystopteris fragilis; Calth. Caltha palustris; Lam. Laminaria digitata.*

Daß es auf diesem Wege einer Prüfung des zeitlichen Verhaltens der Atmung auch bei der Trockenresistenz möglich ist, die ökologisch bedeutsamen Abstufungen herauszuschälen, geht auch aus Folgendem hervor. Trägt man, wie es in Abb. 3 geschehen ist, die früher an Meeresalgen erhaltenen Werte mit litoralem *Fucus vesiculosus* in seinem Gegensatz zu sublitoralem *Fucus serratus*, auffälliger noch zu der gegen Entquellung sehr empfindlichen *Laminaria* ein, so ergibt sich eine Gruppierung, die xerostabile und xerolabile Reaktionstypen bei *Submersen*, bei Bewohnern dauernd nasser und solchen periodisch stark austrocknender Böden unter den *Land*pflanzen in einer Abstufung der Widerstandsfähigkeit gegenüber stärkeren Wasserverlusten des Protoplasmas vorführt, die nicht nur physiologisch brauchbar, sondern auch ökologisch verständlich erscheint. Wir werden am Schluß hierauf zurückkommen, wenn die Frage geklärt ist, ob auch die zeitliche Prüfung der *Assimilationsleistung* in der Nachwirkung abgestufter Entquellungsgrade zu einer entsprechenden dynamischen Kennzeichnung der Reaktionstypen führt.

c) Die Photosynthese in Abhängigkeit von Grad und Dauer der vorausgegangenen Entquellung der Gewebe.

Schon aus den Abb. 1 und 2 ist ersichtlich, daß die anfängliche, d. h. kurz nach Erreichung des maximalen Sättigungsgrades gemessene

Assimilationsleistung um so stärker deprimiert ist, je größer der frühere Wasserverlust war. Nun hätte man nach den Erfahrungen über den Verlauf der Zeitkurve der *Atmung* zunächst vermuten können, es läge eine einfache Auswirkung der gesteigerten Atmung vor, die den Assimilationsüberschuß so lange niederhalte, bis die Stimulationsphase der Atmung überwunden ist. Allein je stärker die Entquellung des Gewebes erfolgte, um so größer erweist sich die Depression der Photosynthese *auch in der Ausgleichsphase der Atmung*. Das zeigt *Caltha palustris* besonders schön in der Abb. 2 in der zeitlichen Auswirkung der früheren Entquellung auf 59% des maximalen Wassergehaltes. Die Hemmung der CO_2-Assimilation (gemessener Überschuß über die Atmung) kann also selbst in der Nachwirkung starker Entquellungen schon nach 2 Std keineswegs mehr durch eine gesteigerte Atmung erklärt werden. Außerdem läßt die Abb. 1 keinen Zweifel darüber, daß selbst die fast *totale* Depression des Assimilationsüberschusses, die 40 min nach erfolgter Wassersättigung als Auswirkung einer früheren Entquellung auf 50% des maximalen Wassergehaltes bei *Syringa* gemessen wurde, völlig außerhalb jeder nennenswerten Atmungssteigerung erfolgt.

Tabelle 1. *Syringa vulgaris und Caltha palustris. Assimilationswerte in Prozent der nicht entquollenen Kontrollen nach Herstellung der vollen Wassersättigung in Abhängigkeit vom früheren Entquellungsgrad.*

Entquellungsgrad auf Prozent des maximalen H_2O-Gehaltes	Relativer Assimilationsüberschuß nach Ablauf von				
	40	100	160	220 min	
67%	48	80	96	90	
60%	35	—	82	78	
50%	8	42	50	42	*Syringa*
50%; 4 Tage ausgedehnt	8	17	42	40	
35%	—8	—12	—8	—6	
70%	8	18	28	20	*Caltha*
4 Tage ausgedehnt 59%	14	—	30	36	

Der Vergleich zwischen *Syringa vulgaris*, deren Blätter in heißen Sommern bei extremer Austrocknung des Bodens tagelang stark gewelkt herabhängen, und *Caltha palustris*, deren Rhizosphäre zur gleichen Zeit im gleichen Klima selbst während der heißen Sommer 1947 und 1949 dieser Gefahr kaum ausgesetzt sind, ergibt beachtliche Unterschiede des physiologischen Verhaltens. Während *Syringa* sogar nach einer auf 4 Tage ausgedehnten Entquellung auf 50% unmittelbar anschließend im wassergesättigten Zustand eine Erholungskurve mit dem Endwert 42% der Normalleistung liefert, arbeitet *Caltha*, selbst wenn die Blätter nur auf 70% entquollen werden, nach 4tägigem Verweilen

in diesem Zustand eines mäßigen Wasserverlustes in der gleichen Zeit von $3^1/_2$ Std nur mit 20% der früheren Leistung. Nach einem gleichen früheren Entquellungsgrad auf 59 bzw. 60%, der bei *Syringa* schon 2 Std nach erreichter Wassersättigung mit fast 80% der Normalleistung überwunden wird, erreicht *Caltha* nur 36%. Besser dürfte die Abstufung der funktionellen Xerolabilität im Vergleich zwischen diesen beiden Typen höherer kormophytischer Landpflanzen kaum vorgeführt und quantitativ belegt werden.

Das gleiche gilt für einen Vergleich des Leistungsverhältnisses von *Syringa vulgaris* und *Cystopteris fragilis*, wobei in der Nachwirkung einer Entquellung auf 50% des maximalen Wassergehaltes *Syringa* noch 42%, *Cystopteris* aber nur 24% der früheren Assimilationsleistung erreicht. Die zeitliche Verfolgung der „Einstellung" der *Photosynthese* bestätigt also grundsätzlich die schon aus dem Verlauf der *Atmungs*kurven (Abb. 3) abgeleiteten Schlüsse. Wenn trotz erhaltener Lebendigkeit der Zellen nur die in der Tabelle mitgeteilten Werte erreicht werden und auch am folgenden Tag nicht weiter gesteigert sind, so muß also offenbar die Leistungsfähigkeit des Gewebes, obwohl der Eingriff — physikalisch, aber auch grob physiologisch betrachtet — überstanden ist, erheblich herabgesetzt sein. Das Ausmaß dieser funktionellen Depression wird so im Vergleich mit anderen Versuchspflanzen, die der gleichen Behandlung unterworfen werden, letzten Endes zu einem Kennzeichen der Abstufung der Xerolabilität des Protoplasmas.

Die Übereinstimmung mit dem Verhalten von Moosen, deren Gaswechsel in der Nachwirkung früherer Entquellungen studiert wurde, ist auffällig. Das geht einmal aus einer Bemerkung von Stålfelt (1937, S. 35) hervor. Zum anderen ist es aus den Abb. 9 und 10 der Arbeit von Romose (1940) ersichtlich. Auch bei den Moosen ist die „reelle Assimilation", also Assimilationsüberschuß + Dunkelatmung, noch gehemmt, wenn die anfängliche Stimulierung der Atmung längst überwunden ist.

Man hätte in diesem Zusammenhang natürlich gern etwas über die Zeitkurven der Einstellung der Assimilation auch bei den Formen erfahren, die nach der Ermittlung der *Atmungs*kurven die größte Stabilität gegenüber extremen Wasserverlusten aufweisen. Allein zu unserem großen Leidwesen fielen bei *Polypodium vulgare* die Assimilationswerte schon bei den Kontrollen trotz aller Bemühungen mit Licht verschiedener Intensität und wasserdampfgesättigter Luft (vgl. S. 508) so niedrig aus, daß sie keine brauchbare Grundlage für die Beurteilung der geringen photosynthetischen Leistungen abgaben, die nach Wiederherstellung der Wassersättigung gemessen wurden. Die Gründe dieses Verhaltens sind uns nicht klar geworden. Es wäre denkbar, daß außer der geringen Stomataweite noch eine andere Hemmung der Photosynthese vorgelegen hat.

Bei Versuchen mit *Ceterach officinarum* und *Asplenium trichomanes* ergaben sich die schon früher (S. 505) erwähnten Schwierigkeiten. Wir müssen es uns daher trotz der offenkundigen Xerostabilität gerade bei den 3 Formen des resistenten

Typus versagen, als dynamisches Kennzeichen ihrer Widerstandsfähigkeit (wohl auch der funktionellen Architektur ihrer *Plastiden*) die photosynthetische Leistung heranzuziehen.

3. Bemerkungen zu einer vergleichenden Beurteilung der Reaktionstypen bei Meeresalgen, Farnen und höheren Pflanzen.

Sieht man von den Verschiedenheiten in Gestalt und Höhenlage der Zeitkurven der Assimilationsleistung ab, die die funktionelle Überwindung vorher erlittener Entquellungen kundgeben, und legt der Beurteilung nur die *maximalen* Werte der Leistung zugrunde, die im Verlauf von 1 oder 2 Tagen nach Wiederherstellung der vollen Wassersättigung schließlich wieder erreicht werden, so vermitteln diese Werte, als Funktion des früheren Entquellungsgrades dargestellt, eine ebenso aufschlußreiche Einsicht in die tatsächlichen Abstufungen der funktionellen Trockenresistenz wie die entsprechenden Kurven der maximalen Atmungssteigerungen (Abb. 3 und 4). Es empfiehlt sich, in eine derartige graphische Darstellung der kausalen Beziehungen zwischen dem Ausmaß der Grundfunktion des grünen Gewebes, das nach der Überwindung des Eingriffes erreicht wird, und dem Ausmaß seiner vorher erlittenen Entquellung auch die Ergebnisse an *Meeresalgen* aufzunehmen. Der Vorteil liegt auf der Hand: Die physiologische Gestalt der *kormophytischen* Organisation, bei der unter natürlichen Bedingungen am Standort eine weitgehende Austrocknung des Protoplasmas durch Einschaltung von Transpirationswiderständen im allgemeinen lange Zeit hintangesetzt wird, in ihrem ausgesprochenen Gegensatz zu gewissen Angehörigen des *Quellkörper*-Typus mancher Algen und Flechten (vgl. Stocker 1927 und 1937), die eine extreme Entquellung mit anatomischen Mitteln nicht zu verhindern, dafür aber mit molekularen, letzten Endes wohl architektonischen Eigenschaften des Baugefüges der Plasmakolloide zu *ertragen* vermögen, kann so an dem Verhalten dieser *thallophytischen* Organisation gemessen werden. Bisher sind unter den höheren Pflanzen nur sehr wenige Formen bekannt, die, soweit ihre Trockenresistenz in dem hier erörterten Sinn zur Diskussion steht, möglicherweise eine Einordnung in diesen extremsten Bereich des xerostabilen Reaktionstypus verlangen. Sie sollen auf Angehörige der *Wüsten*vegetation und *mediterraner* Pflanzengesellschaften beschränkt sein. Indessen bleibt es, solange keine nähere physiologische Analyse vorliegt, fraglich, ob ihre Trockenresistenz wirklich als Eigenschaft des von dem Eingriff betroffenen Gewebes selber besteht und nicht vielleicht durch ein neues Austreiben aus *überlebenden* Knospen nur vorgetäuscht wird. Dieser Verdacht besteht vor allem gegenüber manchen Angaben der älteren Literatur (vgl. die sorgfältige Analyse der Nachwirkungen einer Austrocknung von *Moosen* bei Romose 1940).

Eine Übereinstimmung des Kurvenverlaufes im Bereich der Auswirkungen *mäßiger* Wasserverluste braucht keineswegs mit einer solchen im Bereich starker Entquellungsgrade gepaart zu sein. Zum Verlauf und Abstand der Kurven voneinander im ganzen Bereich der Quellungsgrade sowie bezüglich der Lage ihrer Minimalwerte ist übrigens noch folgendes zu beachten: eine Differenz von 10 Graden, die sich in dem Bereich zwischen 70 und 60% maximaler Wassersättigung bei *Syringa* noch fast gar nicht, bei *Convolvulus sepium* schon sehr deutlich, bei *Caltha palustris* aber ungemein stark auswirkt, führt in dem Entquellungsbereich der Gewebe zwischen 45 und 35% des maximalen Wassergehaltes protoplasmatisch und funktionell so erhebliche Veränderungen herbei, daß die Blätter der Samenpflanzen mit einer *irreversiblen* Inaktivierung der Photosynthese reagieren.

Auf Grund der Erfahrungen an *Cystopteris fragilis* im Vergleich mit *Caltha palustris* erscheint es nun verständlich, daß ein so zarter Farn wie die Hymenophyllacee *Trichomanes radicans*, der zu seinem Gedeihen bekanntlich eine dauernd feuchte Atmosphäre verlangt, in der Abb. 15 bei KALTWASSER (1938, S. 519), wo von *Kormophyten* ausschließlich *submerse* Blütenpflanzen in den Kreis der Thallophyten einbezogen werden, einen stärkeren Resistenzgrad offenbart als *Potamogeton lucens*. Gemessen an unseren höheren *Land*pflanzen der Abb. 4 fällt auf, daß jener zarte Schattenfarn (mit Assimilationsflächen vom Bau der Moosblätter) im Bereich *stärkerer* Entquellung nicht nur gegenüber *Cystopteris*, vielmehr sogar gegenüber *Caltha palustris* einen ganz ansehnlichen Abstand hält. Das dürfte wohl ein Ausdruck dafür sein, daß bei *Trichomanes* eine konstitutionelle protoplasmatisch-physiologische Prägung einer gewissen Trockenresistenz vorliegt, die er seiner Zugehörigkeit zum Stamm der Pteridophyta verdankt.

In der Abb. 4 rücken die nach Ergebnissen von MONTFORT (1937) und KALTWASSER (1938) an *Meeresalgen des obersten Litorals* ermittelten Kurven begreiflicherweise am weitesten in den Bereich der extremen Xerostabilität. Aber selbst hier konnte gezeigt werden, daß die Abstufungen keineswegs durch das Vorleben in den entsprechenden Horizonten des litoralen Stufenkomplexes geprägt werden. Vielmehr liegen *konstitutionelle* Reaktionstypen vor, die nach den Ergebnissen an Helgoländer Material die innere Verschiedenheit ihrer physiologischen Gestalt *auch bei Herkunft aus dem gleichen Horizont* (und damit aus dem gleichen natürlichen Entquellungsklima der Gezeitenküste) deutlich genug offenbaren. Das hat der Erstgenannte von uns schon 1937 ausdrücklich betont. Wir zweifeln nicht daran, daß eine extensive Bearbeitung auch unter den höheren Pflanzen noch Reaktionsweisen aufdecken wird — am ehesten wohl bei den Besiedlern leicht austrocknender Böden —, deren Kurven gegenüber der an *Syringa vulgaris* gewonnenen

noch beträchtlich in den linken Bereich hinüber verschoben werden müssen. Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. Boss, des ausgezeichneten Kenners und Erforschers der südafrikanischen Wüstenvegetation, soll es dort solche Typen geben. Für die mitteleuropäische Vegetation erscheint es fraglich, ob eine Samenpflanze existiert, die den ihrem Organisationstypus sonst zugemessenen Bereich so weit hinter sich läßt, daß ihre dynamischen Kurven des Reaktionstypus sich derjenigen von *Polypodium vulgare*, oder gar der Braunalge *Pelvetia canaliculata* des obersten Litorals der Brandungsküste nähert. Dagegen dürften sich nach den Erfahrungen von PLANTEFOL (1927) und von ROMOSE (1940) eine Reihe von *Moosen*, nach unseren orientierenden Beobachtungen vom Sommer 1949 auch gewisse *Laub-* und *Strauchflechten* bei näherer Prüfung ihrer zeitlichen Einstellung der Photosynthese in der Auswirkung erlittener Entquellungen auf die Leistungen im normalen Quellungszustand durchaus in den Bereich der Meeresalgen des obersten Litorals einordnen lassen.

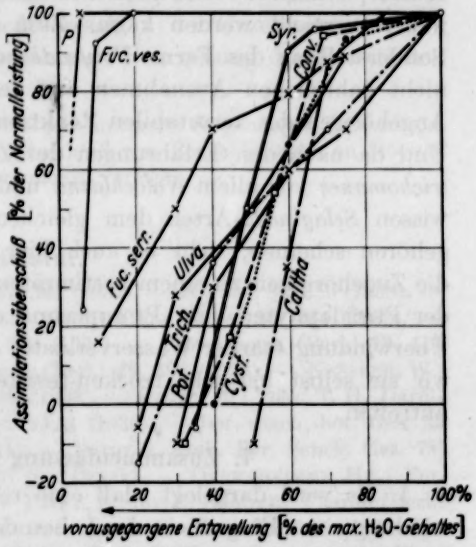


Abb. 4. Die maximale Assimilationsleistung nach erfolgter Wassersättigung als Funktion des früheren Entquellungsgrades der Gewebe. Vergleich der Reaktionstypen aus Abb. 3. *P. Pelvetia canaliculata* (oberstes Litoral); *Conv. Convolvulus sepium; Ulva Ulva lactuca* (sublitoral); *Pot. Potamogeton lucens; Trich. Trichomanes radicans.* Sonst wie Abb. 3.

Wer *Polypodium vulgare* während des extrem trockenen Sommers 1947 und nach Eintritt der so lang vermißten herbstlichen Regenperiode am Standort beobachtet hat, findet seine damals erweckten Vermutungen einer für einen Kormophyten erstaunlichen Fähigkeit zur tatsächlichen funktionellen Überwindung extremer und lang anhaltender Austrocknung des Gewebes bei Anwendung dynamischer Kriterien nunmehr auch experimentell bestätigt.

Die aufgedeckten Abstufungen der Trockenresistenz erwecken auch hier, also im Bereich kormophytischer Pflanzen, durchaus den Eindruck, als lägen sie ebenso weit von einer Auswirkung der anatomischen Struktur entfernt wie von einer modifikativen Prägung durch das Vorleben in bestimmtem Feuchtigkeitsklima. Wenn *Cystopteris fragilis* und *Polypodium vulgare*, vom gleichen Standort einer nach Norden gerichteten

senkrechten Bachmauer im tiefen Waldschatten stammend, gleichwohl in der Abb. 3 so weit auseinander rücken, so unterstreicht dieses gegensätzliche Verhalten zweierlei: einmal offenbart sich darin die Bedeutung des *Erb*gutes gegenüber jeder „Härtung" oder „Enthärtung" durch das Vorleben, die — wie in den jüngsten Versuchen von Stocker und seinen Mitarbeitern (1947), (vgl. auch Kraft 1944) an bestimmten Kulturpflanzen — wohl auch hier nur in einem *gewissen* Ausmaß modifikativ erreicht werden kann. Zum andern wird die physiologische Sonderstellung des Farns *Polypodium vulgare* als eine der sicherlich nicht zahlreichen Ausnahmen aus dem Bereich der *kormophytischen* Angehörigen des xerostabilen Reaktionstypus ins rechte Licht gerückt. Und da nach den Erfahrungen der Zellphysiologen außer *Asplenium trichomanes* vor allem *Notochlaena* und *Ceterach offininarum* neben gewissen *Selaginella*-Arten dem gleichen physiologischen Typus anzugehören scheinen, sieht es auch hier ganz so aus, als verleihe schon die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Verwandtschaftskreis innerhalb der Pteridophyten dem Protoplasma eine Fähigkeit zur funktionellen Überwindung starker Wasserverluste, die beträchtlich weiter geht, als wir sie selbst bei sehr trocken-resistenten Samenpflanzen gemeinhin antreffen.

4. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Es wird dargelegt, daß eine rein statische Prüfung der Überwindung eines Eingriffs in das Leben der Gewebe, wie sie in der physiologischen Resistenzforschung durch Anwendung zellphysiologischer Kriterien üblich ist, keine ausreichende Einsicht in die inneren Verhältnisse der betroffenen Zellen ermöglicht, von der aus der feinere Grad einer Überwindung beurteilt werden könnte. An Stelle der üblichen statischen wird eine Prüfung des zeitlichen Ablaufs von Atmung und Assimilation als dynamischer Kennzeichen vorgeschlagen und einer vergleichenden Analyse der Trockenresistenz bei einigen Farnen und Samenpflanzen zugrunde gelegt.

2. Die Dunkelatmung zeigt in der Nachwirkung vorausgegangener Entquellung nach Wiederherstellung der Wassersättigung je nach der Abstufung der Resistenz eine von Grad und Zeitdauer der Entquellung abhängige Steigerung der CO_2-Abgabe, deren Ausmaß den Reaktionstypus ebenso kennzeichnet wie die gleichzeitige Depression der Photosynthese ihn bestimmt. Dadurch gelingt es, Abstufungen der Trockenresistenz zu erfassen, die bei der bloß statischen Prüfung der Resistenz infolge einer zwangsläufigen Nivellierung der feineren Reaktionsweisen unerkannt bleiben.

3. Innerhalb der kormophytischen Organisation sind offenbar konstitutionelle Abstufungen der Trockenresistenz ausgebildet, die weder

deutliche Beziehungen zum anatomischen Bau der Transpirationsorgane aufweisen noch zum Vorleben in bestimmtem Feuchtigkeitsklima. Die Zugehörigkeit zu bestimmten Verwandtschaftskreisen der Pteridohpyten scheint selbst sehr hygromorphen Farnen eine physiologische Gestalt aufzuprägen, die sonst nur der thallophytischen Quellkörperorganisation eigentümlich ist.

4. Die an Farnen und höheren Pflanzen erhaltenen Ergebnisse werden denen gegenübergestellt, die von Meeresalgen der Gezeitenküsten gewonnen wurden, und einer vergleichenden Beurteilung der Reaktionstypen unterworfen.

Eine eingehende Behandlung der hier angeschnittenen Fragen nebst Ergebnissen der zellphysiologischen Prüfung unter Einschluß von Beobachtungen an Moosen wird der eine von uns (H. Hahn) demnächst vorlegen.

Literatur.

Biebl, R.: Beih. bot. Cbl. Abt. A **57**, 381 (1937). — Jb. Bot. **86**, 350 (1938). — Jb. Bot. **88**, 389 (1939). — Chien-Ren Chu: Flora (Jena) **30**, 384 (1936). — Iljin, W. S.: Protoplasma (Berl.) **10**, 379 (1930). — Protoplasma (Berl.) **19**, 414 (1933). — Kaltwasser, J.: Protoplasma (Berl.) **29**, 498 (1938). — Kessler, W., u. W. Ruhland: Planta (Berl.) **28**, 159 (1938). — Kraft, A.: Diss. T. H. Darmstadt 1944. — Montfort, C.: Jb. Bot. **84**, 1 (1936). — Ber. dtsch. bot. Ges. **55** (1937). — Planta (Berl.) **32**, 118 (1941). — Natur u. Volk. Ber. Senck. Ges. **78**, 86 (1948). — Planta (Berl.) **38** (1950) (im Druck). — Oppenheimer, Hr.: Ber. dtsch. bot. Ges. **50a**, 185 (1932). — Pisek, A., u. E. Berger: Planta (Berl.) **28**, 124 (1938). — Pisek, A., u. E. Cartellieri: Jb. Bot. **75**, 125 (1932). — Plantefol, W.: Ann. Sci. nat. Bot. **10** (Ser. **9**) 1 (1927). — Stocker, O.: Flora **121**, 334 (1927). — Stocker, O., u. W. Holtheide: Z. Bot. **32**, 1 (1937).

Professor Dr. Camill Montfort, Frankfurt a. M., Senckenberg-Anlage 27, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 38, S. 516—520 (1950).

Kurze Mitteilung.

Aus der Außenstelle Jugenheim des Botanischen Instituts
der Universität Frankfurt a. M.

REVERSIBLE PHOTOCHEMISCHE CHLOROPHYLLZERSTÖRUNGEN IN BESONNTEN LAUBBLÄTTERN VON AUREAFORMEN UND IHRE BEZIEHUNGEN ZU STRAHLUNGSKLIMA UND ERBGUT.

Von

Camill Montfort und Imme Kress-Richter.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. Mai 1950.)

Die Pflanzenphysiologie hielt bisher die lebendige Farbstoffeinrichtung der grünen Blätter für völlig lichtecht (Seybold 1941, Egle 1944). Das Maximum des Chlorophyllgehaltes sollte allgemein, sowohl im Tiefland wie im Höhenklima, in direktem Sonnenlicht liegen (Seybold und Egle 1937, 1938, 1940; Strott 1938).

Nun haben aber während der letzten 8 Jahre durchgeführte Versuche den Nachweis erbracht, daß es 2 Grundtypen der Reaktion des Mesophylls auf die Bestrahlung mit maximalem Tageslicht gibt: nur beim *photostabilen* Typus steigt der Chlorophyllgehalt der Fläche mit dem Lichtfaktor derartig an, daß das Maximum im direkten Sonnenlicht liegt. Man übersah bisher völlig, daß es neben dieser Reaktionsweise einen photo*labilen* Typus gibt, der bei Holzgewächsen wie bei Stauden weit verbreitet ist. Bei ihm wirkt das direkte Sonnenlicht stark hemmend auf die Bildung des Farbstoffs und bereits gebildete Chlorophyllmoleküle werden in Schönwetterperioden, also unter durchaus natürlichen Bedingungen, je nach der Abstufung der Photolabilität, in mäßigem oder gar in starkem Ausmaß photochemisch zerstört, ohne daß die Plasmolysierbarkeit des Protoplasmas dadurch zu leiden braucht (Montfort 1948, 1950a).

Dieser Reaktionstypus ist nicht auf sommergrüne Gewebe beschränkt. Man trifft ihn selbst bei Pflanzen mit „immergrünen" Hartlaubblättern an, deren Mesophyll unter einer sehr starken Cuticula wie unter einem natürlichen Gelbfilter *hypothetisch* gegen UV und Violett durchaus geschützt sein sollte (Montfort 1950b). Sogar in der alpinen Vegetation, wo man am ehesten eine Anpassung an den starken UV-Gehalt der Höhensonne erwartet hätte, ist der photolabile Typus nach den jüngsten Versuchen (Montfort 1950a) selbst in der Region oberhalb 2000 m allenthalben anzutreffen.

Der gesamte Fragenkomplex erscheint uns von grundsätzlicher Bedeutung für die Photobiologie. Wir haben ihn daher seit mehreren Jahren auf breiter Basis in vergleichend-ökologischen und -biochemischen

Versuchen bearbeitet. Dabei stellte sich heraus, daß gewissen *Aurea*-Formen eine Sonderstellung innerhalb des photolabilen Reaktionstypus zukommt. Im folgenden soll darum kurz über die Abhängigkeit der photochemischen Chlorophyllzerstörung in den Chloroplasten vom Strahlungsklima und von der erblich festgelegten Reaktionsweise bei photolabilen *Aurea*-Blättern berichtet werden.

Methodik: Bezüglich der Gewinnung und Primäranalyse des Versuchsmaterials aus dem ökologisch maximalen Tageslicht im Vergleich zu diffusem Tageslicht der Blauschatten N- oder Grünschattenblätter sei auf eine soeben erschienene Abhandlung (MONTFORT 1950a) verwiesen. Maximal bestrahlten So- und aus diffusem Licht stammenden Scha-Blättern werden mittels Korkbohrer laufend synchron Probeflächen entnommen und aus den methanolischen Extrakten von je 5 sorg-

Tabelle 1.

Synchrone zeitliche Veränderungen des Chlorophyllgehaltes von So- und Scha-Blättern von *Humulus lupulus var. aurea* (Goldhopfen) in Abhängigkeit von Lichtfeld und Erbgut. Jugenheim (Bergstraße), 120 m Meereshöhe, April/Mai 1948.
I = Normal grüne Blätter an einem Rückschlagszweig, der das Erbgut der Stammform enthält.
II = Chlorophyllarme Blätter an einem Aureasproß des gleichen Individuums.
So (S)→So (S) = So-Blätter verweilen im ökologisch maximalen Licht auf der Südseite.
So (S)→GrScha = So-Blätter erhalten Grünschatten (Transmissionslicht unter dichtem Laubdach).
BlScha N→BlScha N = Blauschatten N-Blätter verweilen in ihrem Lichtfeld auf der Nordseite.

Material, Farbton, Reaktionsweise	Relativer Chlorophyllgehalt in den ökologischen Lichtfeldern		
Tiefgrüne *So*-Blätter	So(S) →	So(S) →	So(S) trüb!
I. Rückschlagszweig photostabil, chlorophyllreich	100	109	109
	So(S) →	GrScha →	GrScha
	100	*115*	*175*
hell-gelbgrüne sehr chlorophyllarme *So*-Blätter	So(S) →	So(S) →	BlScha N
	100	**62**	*119*
	So(S) →	GrScha →	GrScha
II. Aureazweig	100	**210**	**232**
photolabil, hellgrüne, mäßig chlorophyllreiche *Scha*-Blätter	BlScha N→	BlScha N→	BlScha N
	100	100	104
	BlScha N→	So(S) →	So(S) trüb!
	100	**72**	**271**
Zeit	29. 4. 48	5. 5. 48	14. 5. 48
Wetter	→ Schönwetterperiode an 3 Tagen wolkenlos und dunstfrei		→ Trübwetterperiode

fältig aus gleichem Lichtfeld und gleichen Altersklassen ausgewählten Blättern die flächenrelativen Chlorophyllwerte durch Ermittlung der E-Werte im Pulfrichphotometer bei Filter S 61 (λ 620 mμ) bestimmt. Beziehung der Zeitkurven der Farbstoffwerte auf den Ausgangsgehalt.

Der Versuch deckt die gleichzeitigen Auswirkungen des Strahlungsklimas auf 2 verschiedene Erbgüter am gleichen Individuum auf: nur die chlorophyllarmen *Aurea*-Blätter sind photolabil und zeigen im Sonnenlicht die rasche photochemische Chlorophyllzerstörung. Diese wird während einer folgenden Trübwetterperiode durch Neubildung des Farbstoffs völlig ausgeglichen. In scharfem Gegensatz hierzu erweisen sich die Sonnenblätter des Rückschlagszweiges mit dem Erbgut der normal grünen Stammform als photostabil. Das hindert freilich nicht, daß diese Blätter ihren Farbstoffgehalt im *diffusen* Licht, wo die im Sonnenlicht trotz der Stabilität ausgeprägte Bildungshemmung des Chlorophylls wegfällt, noch beträchtlich zu erhöhen vermögen.

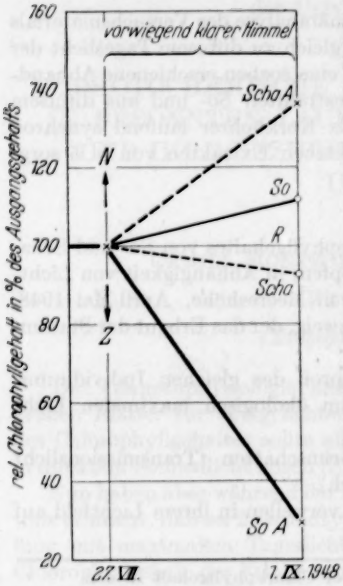


Abb. 1. *Fagus silvatica*, „Aurea"-Buche vom Löserberg, Jugenheim (Bergstraße). Gleichzeitige Veränderungen des Chlorophyllgehaltes in So- und Scha-Blättern im Verlauf des August 1948 beim photolabilen Mesophyll der Aureaäste (*A*) gegenüber dem photostabilen Mesophyll des Rückschlagszweiges in die Stammform (*R*). *N* Neubildung; *Z* Zerstörung von Chlorophyll.

Grundsätzlich gleichartig verhält sich im August 1948 eine äußerst photolabile *Buche*, deren Lichtempfindlichkeit so ausgeprägt ist, daß man geradezu von einer „Aurea"-Buche sprechen könnte. Die Übereinstimmung mit den übrigen hier vorgeführten Holzgewächsen erstreckt sich durch einen besonders glücklichen Umstand auch auf einen anderen Bereich: auch an dieser (im gesamten übrigen Bereich chlorophyll*armen*) Buche ist ein starker Ast als Rückschlag in die normalgrüne Stammform entwickelt, und seine Blätter bilden selbst im ökologisch maximalen Sonnenlicht auf der Südseite des Strauches *tiefgrüne* Sonnenblätter. Der Kontrast zu den im Hochsommer fast *goldgelben* So-Blättern der *Aurea*zweige ist höchst auffällig.

Wie die Abb. 1 zeigt, vermögen auch hier die (photostabilen) So-Blätter des Rückschlagszweiges den Ausgangsgehalt an Chlorophyll über die Schönwetterperiode hinweg durchaus zu halten und So- und Scha-Blätter reagieren kaum verschieden. In scharfem Gegensatz hierzu läuft in den (an sich schon sehr viel chlorophyllärmeren) So-Blättern des *Aurea*-Zweiges im gleichen Strahlungsklima und zur gleichen Zeit, während der das Mesophyll der *Aurea*-Blätter im *Schatten* noch eine beträchtliche *Neubildung* des Farbstoffs aufweist, eine überraschend starke photochemische Chlorophyllzerstörung ab. Sie stimmt, wie der

Vergleich zwischen Abb. 1 und Tabelle 1 zeigt, weitgehend mit dem Befund an *Aurea*-Hopfen während der Schönwetterperiode zu Anfang Mai überein.

Die in Tabelle 1 bei *Aurea*-Hopfen im Verlauf einer 10tägigen Trübwetterperiode nachgewiesene völlige Aufhebung der vorher wäh-

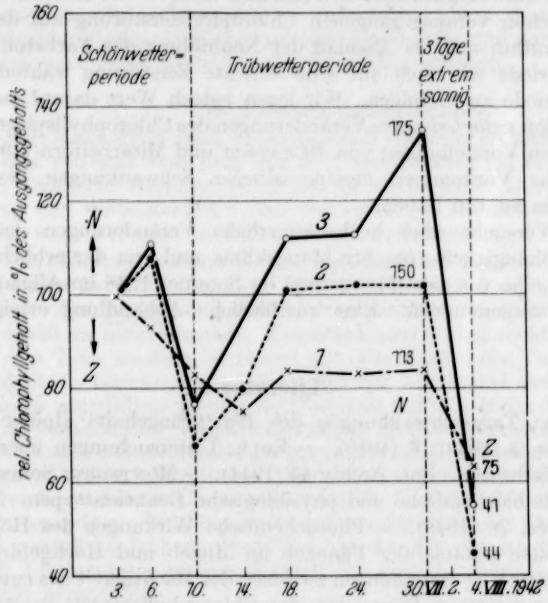


Abb. 2. *Sambucus nigra var. aurea*, Goldholunder aus Halle (Saale). Synchrone Zeitkurven der Veränderungen des Chlorophyllgehaltes der Fiedern dreier aufeinander folgender, durch verschieden lange Besonnung verschieden stark vergilbter Blätter eines Sonnenzweiges im Hochsommer 1942.

N = Neubildung von Chlorophyll, bezogen auf die Werte am 10. 7.

Z = Zerstörung von Chlorophyll, bezogen auf die Werte am 30. 7.

1 = Jüngeres Blatt; hellgrün, Ausgangsgeh. E. 1000 = 220 (↓ 100).
2 = Älteres Blatt; gelbgrün, Ausgangsgeh. E. 1000 = 107 (↓ 49).
3 = Nächst älteres Blatt; goldgelb, Ausgangsgeh. E. 1000 = 74 (↓ 34).

rend weniger Sonnentage erlittenen Chlorophyllzerstörung (die sich mithin als *reversibel* erwies), kommt in der Abb. 2 bei einem *Aurea-Holunder* vom Sommer 1942 noch viel deutlicher zum Ausdruck. Hier liegt eine längere Trübwetterperiode zwischen 2 Schönwetterperioden, von denen die zweite in krassem Witterungsumschlag wenige Tage von einer besonderen photochemischen Wirksamkeit des Strahlungsklimas liefert. Es kommt daher während der Versuchszeit in den Zeitkurven des Chlorophyllwertes zu einem zweimaligen auffälligen Wechsel des Kurvenverlaufs; der besonders bei den älteren Blättern als Folge einer Neubildung von Chlorophyll während der langen Trübwetterperiode recht steile Anstieg ist eingerahmt von 2 Abstürzen während der Schön-

wetterperioden, und der zweite von ihnen verläuft infolge der photochemischen Wirkung dreier extrem sonniger und dunstfreier Tage besonders steil.

Die Auswahl und synchrone Verfolgung dreier So-Blattgruppen von abgestuftem Chlorophyllgehalt, deren Ausgangswerte sich verhalten wie 100 (1) : 49 (2) : 34 (3), bietet die Möglichkeit, den Einfluß dieser Verschiedenheiten, d. h. des Grades der schon vorausgegangenen Chlorophyllzerstörung auf den Verlauf der Zeitkurven, mithin auf das Ausmaß der Neubildung des Farbstoffs während der Trübwetterperiode wie auch auf seine erneute Zerstörung während der zweiten Strahlungsperiode zu verfolgen. Wir legen jedoch Wert darauf zu betonen, daß diese reversiblen *wetterbedingten* Veränderungen des Chlorophyllspiegels der Sonnenblätter mit den Vorstellungen von Bukatsch und Mitarbeitern (1939, 1940) über das angebliche Vorkommen *tagesperiodischer* Schwankungen des Chlorophyllgehaltes nichts zu tun haben.

Weitere Versuche über hochsommerliche Veränderungen des Chlorophyllspiegels in Abhängigkeit vom Strahlungsklima und von der erblichen Reaktionsweise hat der eine von uns (Montfort) im Sommer 1948 im Allgäuer Mittel- und Hochgebirge vorgenommen. Eine ausführliche Abhandlung erfolgt an anderer Stelle.

Literatur.

Bukatsch: Tagesschwankungen des Blattgrüngehalts alpiner Pflanzen. Z. ges. Naturwiss. **5** (1939); **6** (1940). — Egle: Untersuchungen über die Resistenz der Plastidenfarbstoffe. Bot. Archiv **45** (1944). — Montfort: Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reaktionstypen. Natur u. Volk, Ber. Senck. Ges. **78** (1948). — Photochemische Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. Z. Naturforschg **4b** (1950a). — Beziehungen zwischen der Mächtigkeit des cuticularen Hautfilters und der relativen Depression des Chlorophyllspiegels in stark besonnten Geweben. In Vorbereitung für Planta (1950b). — Seybold: Weist der Chlorophyllgehalt der Blätter Tagesschwankungen auf? Bot. Archiv **43** (1941). — Seybold u. Egle: Lichtfeld und Blattfarbstoffe I u. II. Planta (Berl.) **26** (1937); **28** (1938). — Über die Blattpigmente der Alpenpflanzen. Bot. Archiv **40** (1940). — Strott: Der Einfluß der Umweltbedingungen auf die Ausbildung der Chloroplastenfarbstoffe. Jb. Bot. **86** (1938).

Prof. Dr. C. Montfort, Frankfurt a. M., Botan. Institut der Universität.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. **Die Abbildungsvorlagen sind getrennt vom Text und die Unterschriften auf besonderem Blatt einzuliefern.** Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und sprachlich gut geschrieben sein. Überflüssige Fremdwörter sind zu vermeiden. Verfassernamen sind mit großen Buchstaben zu schreiben oder gerade zu unterstreichen, lateinische Pflanzen- und Tiernamen sind gewellt zu unterstreichen. *Literaturhinweise* sind nicht durch Anmerkungen unter dem Text, sondern in diesem mit dem Namen des Verfassers, der Nummer der Arbeit im Literaturverzeichnis oder der Jahreszahl des Erscheinens und der Seitenzahl anzuführen (also z. B. MUELLER 1931, S. 608). Am Schluß der Arbeit sind die angeführten Veröffentlichungen in einem Literaturverzeichnis alphabetisch nach Verfassernamen geordnet, zusammenzustellen, wobei Zeitschriftenaufsätze mit Titel, Angabe von Band, Jahreszahl und Seite, Bücher mit Titel, Verlagsort und Jahreszahl anzuführen sind. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Ergebnisse gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Verfasser in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Landolt-Börnstein

Zahlenwerte und Funktionen

aus

Physik · Chemie · Astronomie · Geophysik · Technik

Sechste Auflage

der „Physikalisch-Chemischen Tabellen"

In Gemeinschaft mit

J. Bartels · P. ten Bruggencate · K. H. Hellwege · E. Schmidt

und unter vorbereitender Mitwirkung von

J. D'Ans · G. Joos · W. A. Roth†

Herausgegeben von

Arnold Eucken †

In vier Bänden

(Erster Band in vier Teilen)

I. Band: Atom- und Molekularphysik

1. Teil: Atomen und Ionen

Bearbeitet von E. v. Angerer, L. Biermann, U. Cappeller, E. Döring, E. U. Franck, R. Glocker, W. Hanle, G. Joos, F. Kirchner, W. Klemm, A. Saur, E. Saur, U. Stille, H. Stuart, E. Wicke

Vorbereitet von Georg Joos

Herausgegeben von **Arnold Eucken** in Gemeinschaft mit K. H. Hellwege

Mit 248 Abbildungen. XII, 441 Seiten. 1950. In Moleskin gebunden DMark 126.—

Inhaltsübersicht:

Zum Gebrauch der Tabellen. Abkürzungsverzeichnis der wichtigsten Zeitschriften. Anordnung der Verbindungen. Das periodische System der Elemente. Maßsysteme. Beziehung zwischen Energie, Geschwindigkeit und De Broglie-Wellenlänge bei Elektronen, Protonen, Deuteronen und α-Teilchen. **Grundkonstanten der Physik. Atome und Ionen.** Atomspektren: Wellenlängennormalen. Terme und wichtigste Spektrallinien. Ionisierungsspannungen und Elektronenaffinitäten. Röntgenspektren, Energieterme und wichtigste Spektrallinien. Zeeman-Effekt. Stark-Effekt. Druckverbreiterung und Druckverschiebung von Spektrallinien. Oszillatorenstärken und Lebensdauer angeregter Zustände von Atomen, Atomionen und Molekeln. Sonstige unmittelbare Eigenschaften der Elektronenhülle von Atomen und Ionen (in einigen Tabellen auch von Molekeln): Elektronenverteilung in Atomen und Ionen nach Hartree. Streuung von Röntgenstrahlen. Absorption von Röntgenstrahlen. Querschnitte von Atomen, Ionen und Molekeln. Magnetische Momente von Atomen und Atomionen. Diamagnetische Polarisierbarkeit von Atomen und Ionen (auch komplexe Anionen). Molekularrefraktion und elektrische Polarisierbarkeit von Atomen und Ionen (auch Molekelionen). Faraday-Effekt von Atomen, Ionen und Molekeln. Anhang.

Die weiteren Bände werden folgende Gebiete behandeln:

I. Band 2. Teil: **Molekeln, Molekel-Ionen und Radikale.** Etwa 800—950 Seiten. Erscheint etwa Ende 1950.
3. Teil: **Kristalle.** Etwa 320 Seiten. Erscheint etwa im Sommer 1951.
4. Teil: **Atomkerne.** Etwa 320 Seiten. Erscheint etwa im Frühjahr 1951.
II. Band: **Makrophysik und Chemie.** In Vorbereitung.
III. Band: **Astronomie und Geophysik.** Etwa 400 Seiten. Erscheint etwa im Frühjahr 1951.
IV. Band: **Technik.** In etwa 3 Teilen. Erster Teil erscheint etwa im Sommer 1951.

Jeder Band und Bandteil ist einzeln käuflich.

Springer-Verlag / Berlin · Göttingen · Heidelberg

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.